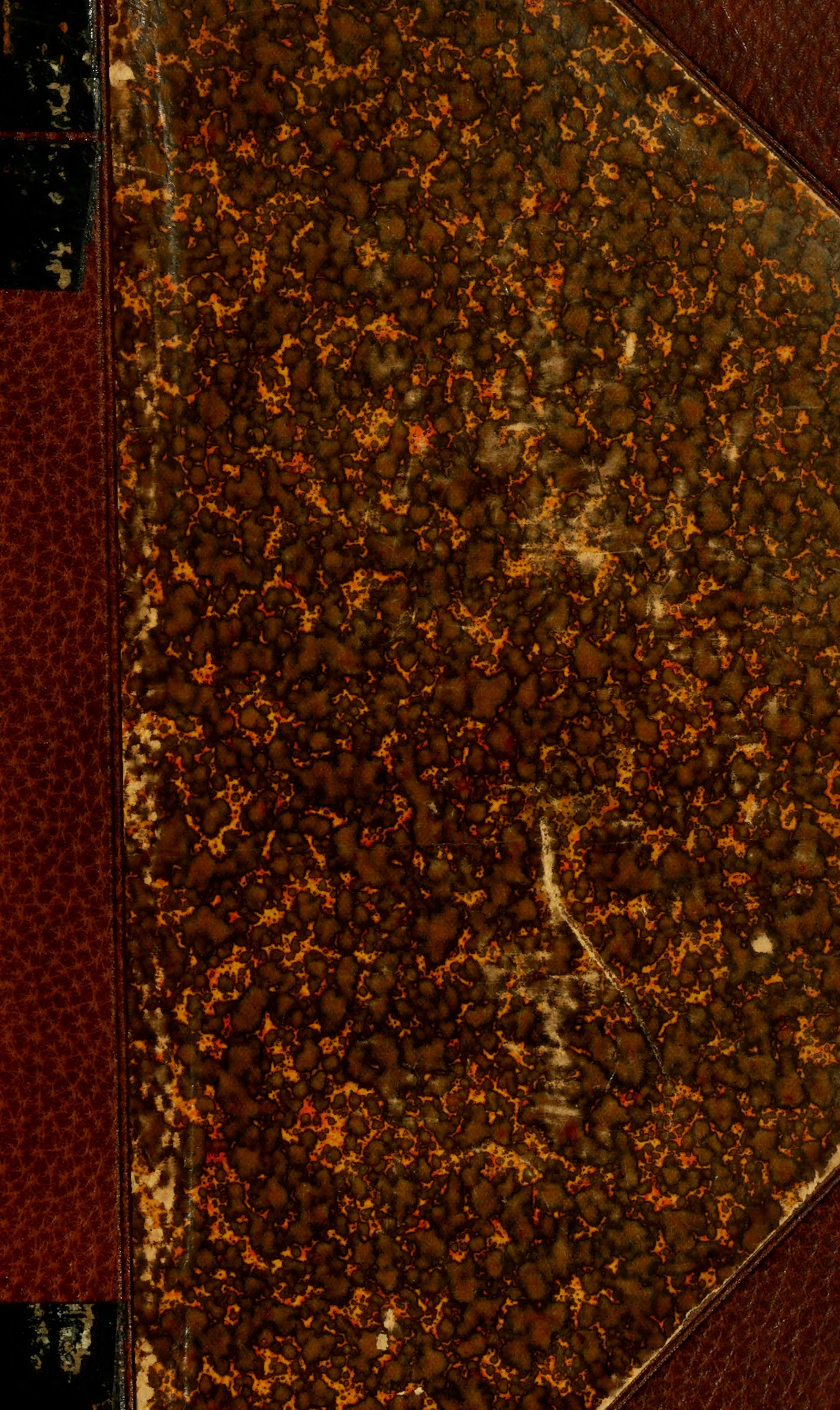
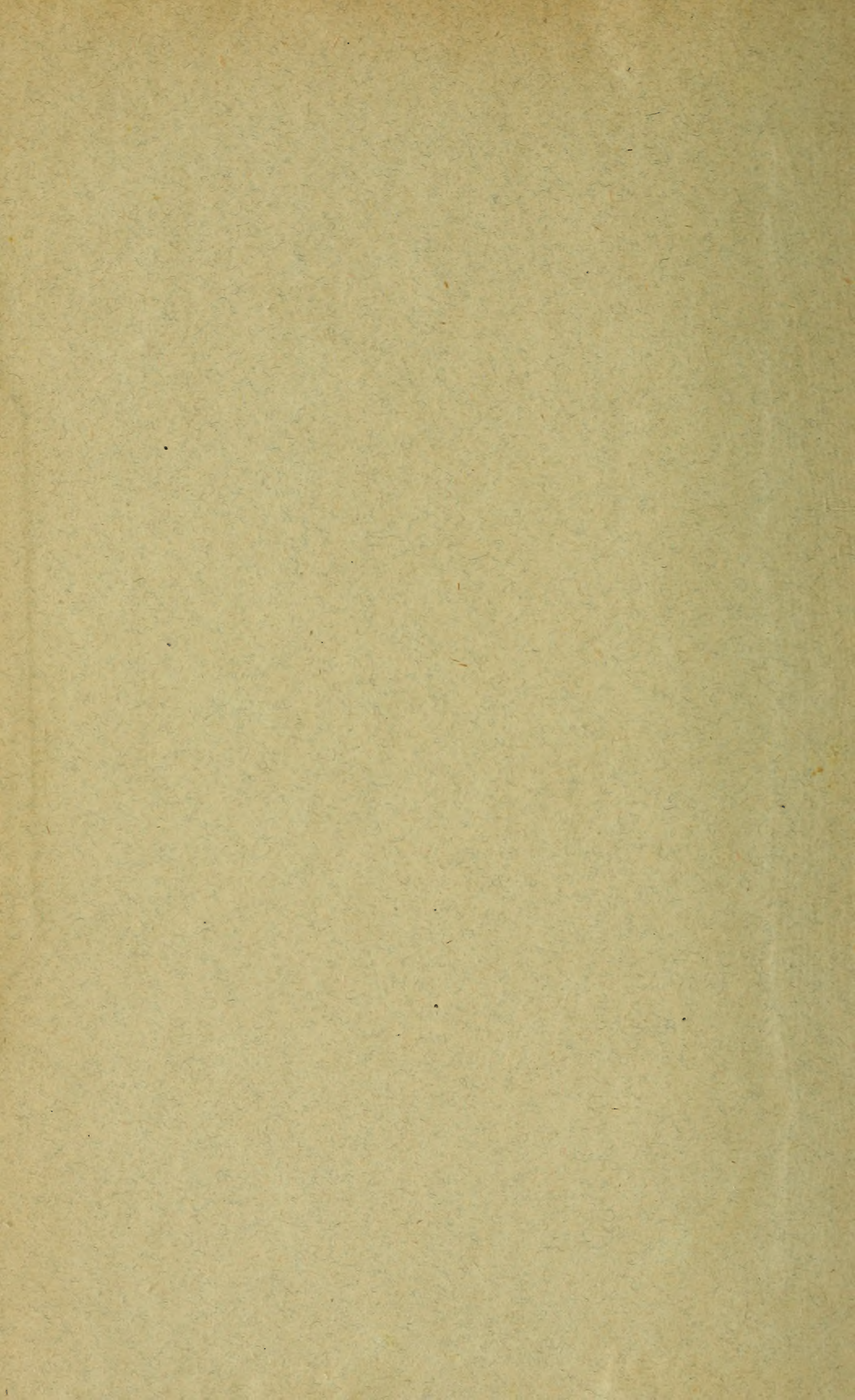
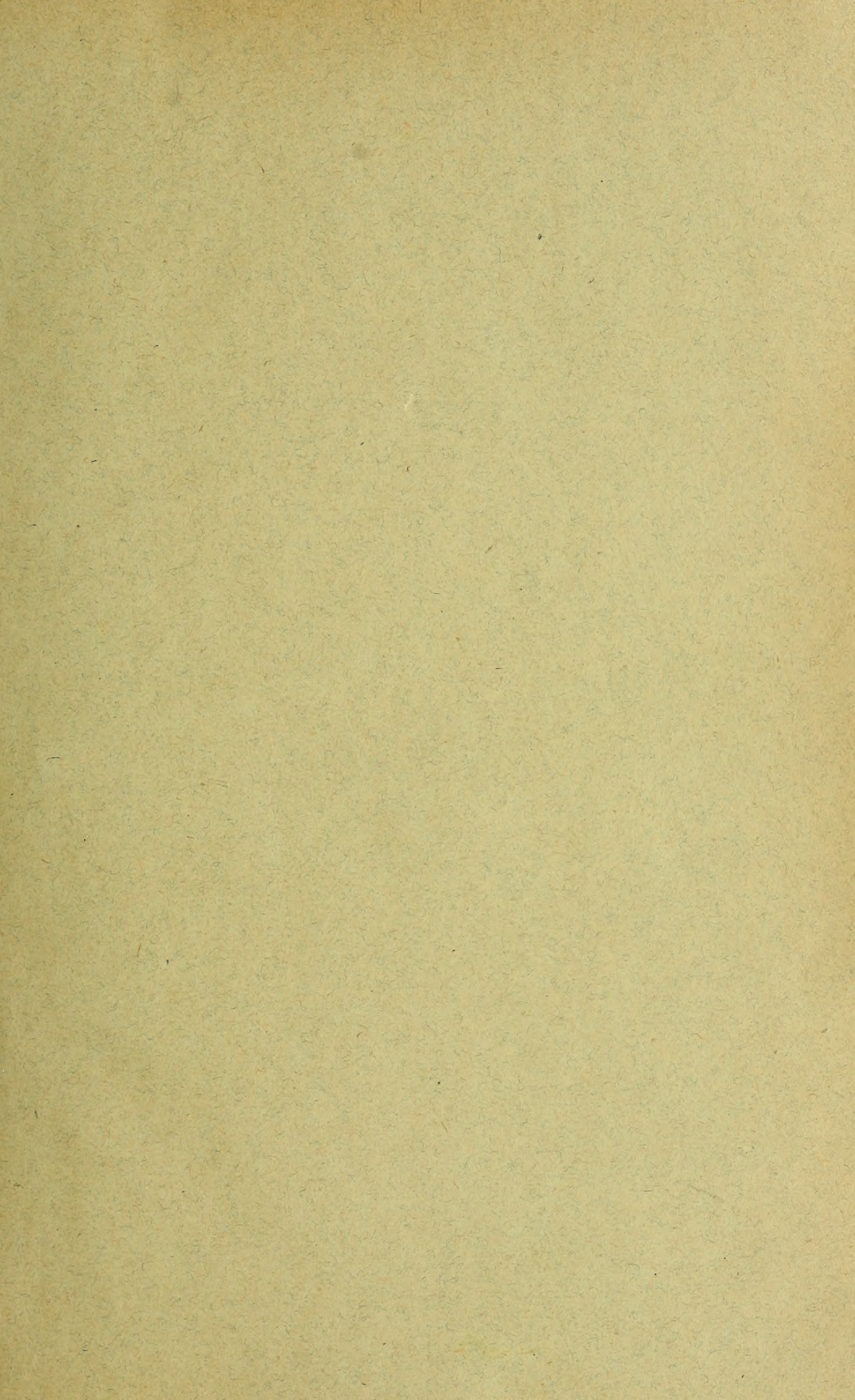
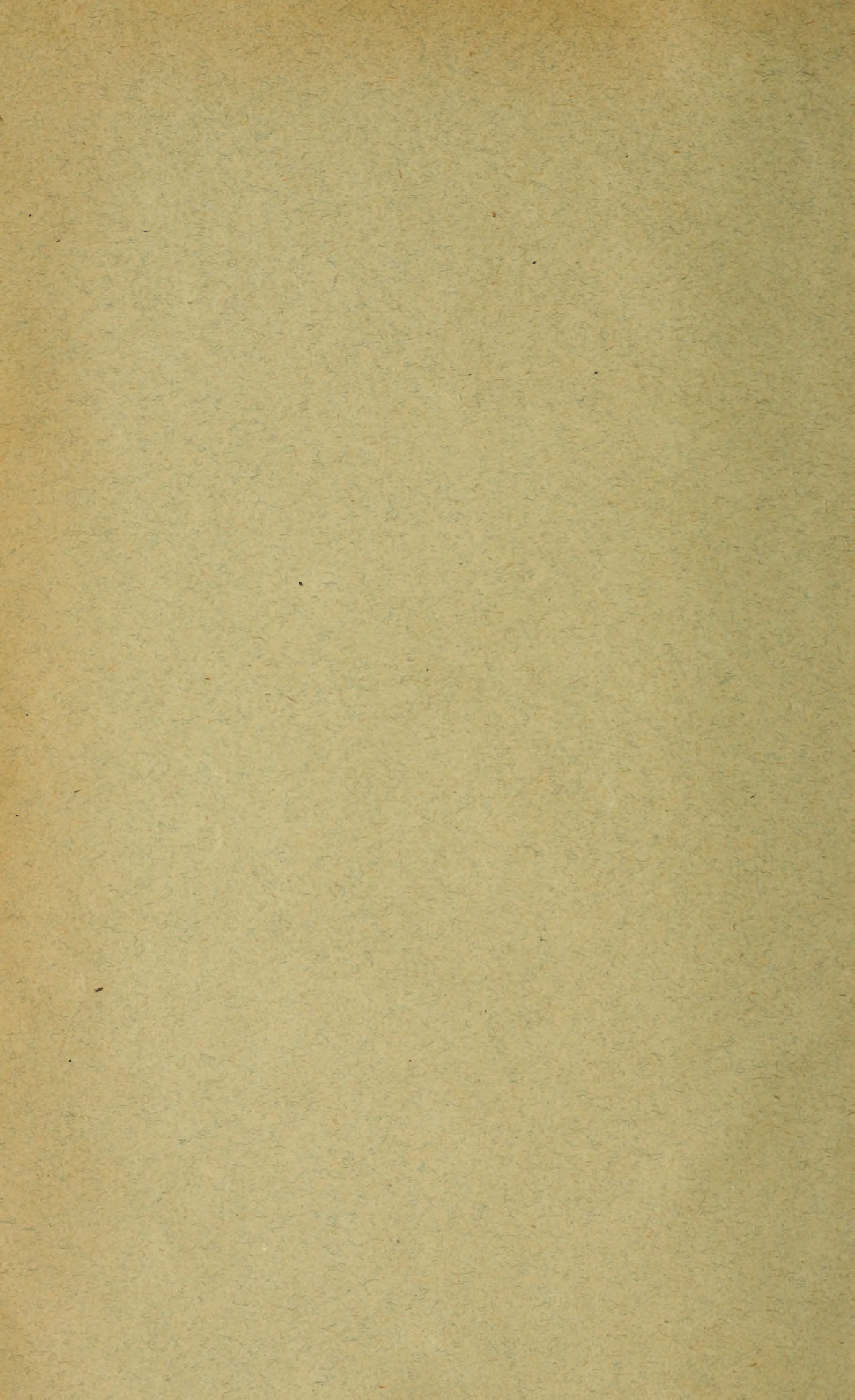












Archiv
für
Mikroskopische Anatomie
und
Entwicklungsgeschichte

herausgegeben

von

O. Hertwig in Berlin,

v. la Valette St. George in Bonn

und

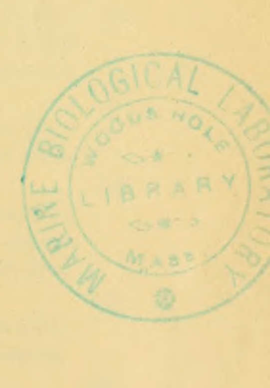
W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Dreiundsechszigster Band.

Mit 43 Tafeln und 60 Textfiguren.





Bonn
Verlag von Friedrich Cohen
1904.

Inhalt.

Entwicklungsphysiologische Studien.

III.

Zur Analyse der Entwicklungspotenzen des Irisepithels bei Triton.

Von

Gustav Wolff.

Hierzu Tafel I.

In der ersten Nummer meiner entwicklungsphysiologischen Studien[1]) habe ich gezeigt, welche Veränderungen im Auge der Tritonen nach isoliertem Linsenverlust an der unverletzten Iris vor sich gehen. Die Epithelzellen der Iris verlieren teilweise ihr Pigment, sie beginnen am Pupillarrand zu wuchern, aus diesen Wucherungen entsteht am oberen Rand der Pupille eine neue Linse, die sich von der Iris loslöst, und das Epithel der Iris nimmt alsdann in der ganzen Peripherie seine ursprüngliche Gestaltung wieder an.

Unter den vielen auffallenden Erscheinungen dieses Regenerationsprozesses, welcher die Linse aus einem Gewebsteil entstehen lässt, aus dem sie ontogenetisch nicht entsteht, ist eine der merkwürdigsten die Tatsache, dass dieser Regenerationsvorgang, im Gegensatz zu allen früher bekannt gewordenen, seinen Ausgangspunkt nicht von einer durch die Operation gesetzten Wundfläche (welche ja an der Iris nicht vorhanden ist), sondern von einem unverletzten Gewebsteil nimmt. Eine Gewebsverletzung können wir also in diesem Falle nicht einmal, wie bei anderen Regenerationsprozessen, wenigstens als auslösende Ursache ansehen.

Dass man auch nicht etwa die mit dem Durchtritt der Linse durch die Pupillaröffnung verbundene momentane Beeinträchtigung der Iris als eine solche auslösende Ursache betrachten kann, habe ich in der zweiten Nummer[2]) meiner „Entwicklungsphysiologischen Studien“ gezeigt. Denn wollte man

[1]) Archiv für Entwicklungsmechanik, Band I, p. 380 ff.

[2]) Archiv für Entwicklungsmechanik, Band XII, p. 307 ff.

auch die beim Durchtritt der Linse erfolgende leichte Zerrung des Pupillarrandes in diesem Sinne auffassen, so fällt die Möglichkeit einer solchen Auffassung völlig dahin durch die von mir nachgewiesene Tatsache, dass die Linse genau ebenso wiedergebildet wird, wenn sie nicht nach vorn, sondern nach hinten entfernt wird. Tritt die Linse nach vorn durch die Pupille, so muss ja eine gewisse Zerrung des Pupillarrandes eintreten, weil der Äquator der Linse grösser ist als die Peripherie der Pupille: denn wäre der Äquator nicht grösser, so könnte es auch beim Austritt der Linse nach vorn keine Zerrung geben. Da nun beim rückwärtigen Austritt der Linse nur Linsensegmente die Pupille passieren, deren Schnittkreise kleiner sind als der Pupillarumfang, so kann selbstverständlich hier eine Zerrung des Pupillarrandes nicht stattfinden. Derjenige Leser, der es nötig haben sollte, kann sich diese Verhältnisse sofort an seinem Schreibtische ad oculos demonstrieren. Er nehme z. B. seinen Tintenlöscher, von dem wir voraussetzen, dass er sich eines kugligen Handgriffs erfreut. Er schneide ferner in ein Stück Papier ein kreisrundes Loch, dessen Umfang etwas kleiner ist als der Äquator des kugligen Knopfes am Löscher. Nun lege er das durchlochte Papier so auf den Löscherknopf, dass dieser die Öffnung ausfüllt. Etwas weniger als die Hälfte des Knopfes erhebt sich nun über die obere Fläche des Papiers. Nun drücke er das Papier nach abwärts, sodass der Knopf durch das Loch tritt. Dieser Durchtritt kann nur erfolgen dadurch, dass an der Peripherie des Loches kleine Einrisse entstehen. Es entspricht dieser Vorgang dem Linsenaustritt nach vorn; nur entstehen bei der Iris keine Einrisse, weil das Gewebe weich und nachgiebig und auch die Linse elastisch ist. Eine analoge Zerrung findet natürlich n i c h t statt, wenn das mit der Öffnung auf den Knopf gelegte Papier einfach wieder in die Höhe gehoben wird, ein Vorgang, der dem Austritt der Linse nach hinten entsprechen würde.

Aber nicht nur wegen des Fehlens einer Verletzung des Irisepithels war die Wiederbildung der verlorenen Linse von diesem Gewebsteil eigentlich nicht zu erwarten, sondern, neben vielem Andern, auch deshalb nicht, weil das Irisepithel ein histologisches Gebilde darstellt, welches, um zu diesem speziellen Regenerationsprozess fähig zu werden, zunächst eine Reihe von

Umbildungen eingehen muss. Denn es ist ja ein Gewebe, welches, wenn auch keine sehr komplizierte, doch eine wenigstens so weitgehende Differenzierung erlangt hat, dass es, schon allein um zur Zellvermehrung fähig zu sein, eine vorherige Umbildung erfahren, nämlich die gewonnene Differenzierung wieder aufgeben muss. Dass die Epithelzellen nach Preisgabe ihrer Differenzierung, d. h. nach Verlust ihres Pigmentgehaltes, zur Wucherung befähigt erscheinen, ist vielleicht noch nicht das Merkwürdigste; denn noch wunderbarer wäre ja noch immer die Tatsache, dass es den Iriszellen überhaupt einfällt, von dieser Vermehrungsfähigkeit im rechten Augenblick Gebrauch zu machen, dass diese Wachstumstendenz sich schliesslich auf eine einzige Stelle konzentriert, an den übrigen Stellen der Peripherie dagegen zum Stillstand, beziehungsweise wieder zur Rückbildung kommt, und dass an der Stelle, wo die Wucherung des Irisepithels sich lokalisiert, nicht eine einfache Zellvermehrung eintritt, sondern ein typischer, komplizierter Entwicklungsvorgang, welcher zur Bildung eines völlig andersartigen und äusserst kompliziert gebauten Körpers führt, und zwar desjenigen Körpers, welcher dem Auge verloren gegangen war. Mag also auch dies alles höchst wunderbar erscheinen — dass Epithelzellen überhaupt die Fähigheit haben, unter Umständen zu wuchern, das kann umsoweniger auffallen, als es selbst bei weit weniger regenerationsfähigen Arten eine häufig vorkommende Erscheinung ist. Selbst bei dem höchst differenzierten menschlichen Körper sind ja Epithelwucherungen nichts seltenes und sie können ja auch hier zu regenerativen Prozessen führen, wie wir dies nach Schnittwunden an unseren eigenen Fingern fortwährend erleben. Dass die Epithelzellen der Iris überhaupt wuchern *können*, ist also nicht das zunächst Auffallende. Immerhin musste es wichtig sein, auch diese am wenigsten auffallende Tatsache, nämlich die Wucherungs*fähigkeit* des Irisepithels, auch abgesehen von den Ursachen, welche sie im vorliegenden Falle dazu veranlassen mögen, einer näheren Prüfung zu unterziehen.

Hat das Irisepithel, auch wenn es nicht verletzt wurde, unter Umständen die Fähigkeit, in Wucherung zu geraten und ein fremdes Gebilde zu regenerieren, dann wird es ja wohl, so sollte man meinen, überhaupt die sogar bei den Epithelien der höchsten Organismen zu beobachtende Fähigkeit, auf Verletzung

durch Wucherung zu reagieren, in noch stärkerem, jedenfalls nicht in geringerem Grade besitzen. Und wenn die Iris der Tritonen imstande ist, ein fremdes, ganz andersartiges Gebilde, das in gar keinem näheren organischen Zusammenhang mit ihr steht, sobald es in Verlust geraten ist, nachzuliefern, so sollte man ihr die Fähigkeit, Verluste ihrer eigenen Substanz durch Zellwucherung auszugleichen, umsomehr zutrauen, da hierzu ja gar keine weitergehende Differenzierung, sondern nur eine einfache Zellvermehrung mit nachfolgender Pigmentation nötig wäre, da ferner der regenerative Prozess hier von einer wirklichen Wundfläche auszugehen hätte, und da schliesslich die Zellen der Iris nur ihresgleichen zu erzeugen, nicht wie bei der Linsenregeneration ganz differente Bildungen hervorzubringen genötigt wären.

Es war also mit grosser Wahrscheinlichkeit zu erwarten, dass das Irisepithel auf eine isolierte Verletzung seiner eigenen Substanz in der Weise reagieren werde, dass die der Wundstelle zunächst gelegenen Epithelzellen ihr Pigment verlieren, in Wucherung geraten, durch ihre Vermehrung den Substanzverlust ausfüllen, nach Wiederherstellung der verlorenen Substanz zu wuchern aufhören und die in der Pigmentierung bestehende Differenzierung eingehen würden. Das war wenigstens zu vermuten. Ich glaube, dass es jeder vermutet hätte, und ich gestehe, dass ich es auch vermutet habe.

Da es aber eben nur eine Vermutung ist, so war es nötig, ihre Richtigkeit durch den Versuch zu prüfen. Ich stellte mir also die Frage: wie reagiert das Irisepithel der Tritonen auf einen Wundreiz?

Dass das Irisgewebe die Fähigkeit hat, erlittene Substanzverluste durch regenerative Vorgänge auszugleichen, das geht schon hervor aus den Untersuchungen Coluccis[1]), welcher nach Entfernung des grössten Teiles des Tritonenauges die Regeneration aller Augenteile beobachtet hat. Diese Untersuchung kann uns aber noch keinen sicheren Aufschluss geben über die Frage, die wir uns gestellt haben. Ebensowenig wie Colucci die Frage aufgestellt hat, wie das Auge sich nach isolierter

---

[1]) Colucci, Memorie della R. Accad. d. scienze Bologna. 1890 Ser. V. Tom. I.

Linsenextraktion verhalte, ebensowenig hat er die Frage untersucht, wie die Iris auf eine isolierte Verletzung ihrer Substanz reagiere. Es könnte ja sein, dass die Iris, wenn sie möglichst isoliert verletzt ist, sich anders verhalte, als wenn sie zugleich mit anderen Augenteilen verwundet wird. Da, wie wir jetzt wissen, der isolierte Linsenverlust im Irisepithel ganz merkwürdige Zustandsänderungen hervorruft, so musste wenigstens an die Möglichkeit gedacht werden, dass auf isolierte Irisverletzung eine andersartige Reaktion erfolgen könne, als auf Irisverletzungen, die neben anderen Läsionen, z. B. der Entfernung der Linse, am Auge vorgenommen werden. Die Frage, wie das Irisepithel an und für sich auf Verletzung reagiere, kann also nicht dadurch beantwortet werden, dass man etwa die Linse entfernt und ausserdem die Iris noch verletzt, sondern nur dadurch, dass man die Iris verletzt unter möglichster Schonung aller anderen Augenteile, vor allem der Linse.

Der Verlauf der Reaktion ist, wie ich festgestellt habe, im wesentlichen der gleiche, wenn man ein Stück aus der Iris herausschneidet, oder wenn man nur einen Einschnitt an derselben anbringt. Es ist also einerlei, ob man eine Iridektomie oder bloss eine Iridotomie vornimmt. Als Operationstiere wählte ich erwachsene Formen von Triton taeniatus und cristatus, da die Operation an grösseren Augen leichter auszuführen ist als an kleinen. Eine Iridektomie wird beim Triton am besten so ausgeführt, dass man mit einem ganz schmalen Messer einen Corneaschnitt anlegt, dann mit der Messerspitze ein wenig hinter die Iris geht, derart, dass die Iris auf der Breitseite des Messers liegt; nun führt man das Messer, die Breitseite voran, durch die Schnittöffnung der Cornea heraus, dergestalt, dass sie ein Stückchen Iris mit herausreissen muss. Es entsteht auf diese Art ein Colobom.

Einfacher und eleganter ist dagegen die Iridotomie, zu der man sich am besten eines schmalen, aber sichelförmig gebogenen Messers bedient. Man geht mit der Messerspitze durch die Cornea und vordere Kammer hinter die Iris, durchsticht alsdann etwas peripherwärts vom Pupillarrand die Iris von hinten und führt nun das Messer nach vorn aus dem Auge heraus, indem man Iris und Cornea durchschneidet. Selbstverständlich kann man die Operation an jeder beliebigen Stelle des Pupillarrandes

vornehmen und natürlich auch beliebig bestimmen, wie weit der in die Iris zu machende Einschnitt sich erstrecken soll.

Sorgfältig muss man bei dieser Operation darauf achten, ja keinen Druck auf den Bulbus auszuüben, da sonst die Linse austritt und das Auge damit für unsere Untersuchung verloren ist.

Die Veränderungen, die nunmehr an dem operierten Auge vor sich gehen, sind zum Teil mit blossem Auge, bezw. mit der Lupe zu beobachten.

Abgesehen von den bekannten Vorgängen an der Corneawunde beobachten wir an der Iris, dass auch bei blosser Iridotomie, wenn also die Iris nur einen Einschnitt erhalten hat, die beiden Wundränder der Iris in der Mehrzahl der Fälle nicht aneinander liegen, dass vielmehr die Iriswunde klafft, also ein Colobom entsteht, wie dies in Fig. 1 abgebildet ist.

Das makroskopische Verhalten der Iris, speziell auch in der Umgebung der Wunde, macht nicht den Eindruck, als ob eine Entpigmentation des Epithels stattfinde. Nach der Linsenextraktion kann man nämlich die Entpigmentation auch makroskopisch verfolgen, besonders da, wo dieselbe am stärksten ist, am oberen Pupillarrande. Die Iris erhält dort ein sehr charakteristisches graues Aussehen. Davon ist an den iridotomierten Augen nichts zu beobachten. Wir sehen einfach ein Colobom, welches merkwürdig lange persistiert. Mindestens einen Monat lang, oft aber noch länger, zuweilen zwei bis drei Monate lang, kann das Colobom noch nachgewiesen werden. Nach und nach wird es kleiner, verschwindet schliesslich ganz und die Iris erhält ihre normale Form und ihr normales Aussehen wieder.

Die mikroskopische Untersuchung ergibt nun ebenfalls, dass die Iris nach einer Iridektomie oder Iridotomie sich ganz anders verhält, als nach einer Linsenextraktion. Eine Entpigmentierung der Epithelzellen findet nur manchmal an einzelnen Stellen, niemals in der Ausdehnung und in dem Grade statt, wie nach der Entfernung der Linse. Die Figuren 5 bezw. 6 zeigen das Maximum der Entpigmentation, das ich überhaupt beobachten konnte. Aus diesen Figuren ist zu ersehen, in wie geringem Masse die Aufhellung der Epithelzellen erfolgt, wenn eine solche überhaupt stattfindet. Aber das Wichtige und uns hier am meisten Interessierende ist die Tatsache, dass diese in so be-

schränktem Grade und Umfang zuweilen auftretende Entpigmentierung niemals, wie nach der Linsenextraktion, die Bedeutung hat, eine Zellwucherung vorzubereiten. Denn eine Wucherung findet am Wundrand überhaupt nicht statt. Auch in denjenigen Fällen, in denen eine beschränkte Aufhellung eintritt, verschwindet der pigmentlose Zustand bald wieder. Die Epithelzellen füllen sich, ohne sich vermehrt zu haben, von neuem mit Pigment, sodass wir dann auf dem Durchschnitt ein Bild haben, wie es Fig. 2 bezw. 3 und Fig. 4 darstellen. Es sind dies Durchschnitte von Augen erwachsener Tritonen, an welchen eine untere (Fig. 2 und 3) und eine obere (Figur 4) Iridotomie vorgenommen wurde. Das Tier, welchem die Figur 2 entspricht, wurde drei Wochen, dasjenige, von welchem Figur 4 stammt, fünfzig Tage nach der Operation getötet. Wir sehen auf dem Durchschnitt, der durch das artifizielle Iriscolobom gelegt ist, eine hochgradige Verkürzung der Iris. Von einer Entpigmentierung ist nichts zu sehen. Ob eine solche früher vorhanden gewesen ist, kann natürlich nicht mit Bestimmtheit angegeben werden. Irgendwelche Wucherungsvorgänge finden am verletzten Irisrande jedenfalls nicht statt. Die Irisverletzung hat in einem Falle (Fig. 4) stattgefunden an derjenigen Stelle, von welcher aus nach Entfernung der Linse die Neubildung der Linse von statten geht, einer Stelle also, der man, wenn irgend einer, die Fähigkeit, auf einen Wundreiz durch Zellwucherung zu reagieren, wohl zutrauen dürfte. Gleichwohl ist an der verletzten Stelle trotz des intensiven traumatischen Reizes nicht die geringste Wucherung eingetreten. Man kann auch nicht etwa sagen, dass es infolge des Vorhandenseins der Linse der verstümmelten Iris an Platz gefehlt habe, sich auszubreiten. Eine solche Erklärung wäre ja an und für sich schon deshalb nicht gerade tiefsinnig, weil der Iris, wenn, einerlei aus welchen Gründen, eine Wucherungstendenz in ihr zur Geltung käme, in jedem Fall die ganze vordere Kammer zur Verfügung stünde. Dass eine solche Annahme hier vollends ausgeschlossen ist, lehrt der freie Raum zwischen verkürzter Iris und Linse.

Dass jedenfalls dieser Platz der Iris zur Verfügung stünde, beweist die Tatsache, dass er schliesslich doch wirklich von ihr eingenommen wird.

Die Iris erhält nämlich, wie schon die makroskopische Betrachtung gelehrt hat, allmählich ihre normale Gestaltung wieder, sie rückt wieder dicht an die Linse heran und umgreift diese in völlig normaler Weise, sodass schliesslich auch mikroskopisch etwas Abnormes nicht mehr wahrzunehmen ist.

An den Zwischenstadien, welche zu diesem Endzustand führen, erkennt man nur das allmähliche Grösserwerden der verkürzten Iris, die aber in ihrem sonstigen histologischen Verhalten, besonders was Pigmentgehalt, Grösse der Zellen etc. betrifft, sich von der unverletzten Iris nicht unterscheidet. Vergl. Fig. 7, auf welcher der Regenerationsprozess schon weiter vorgeschritten ist.

Wie kommt nun diese Regeneration der Iris zustande? Dass sie nicht durch eine an der Wundstelle eintretende Zellvermehrung zustande kommt, ist nach dem bisherigen klar. Nicht durch ein Wachstum der Iris an ihrer Peripherie findet die Regeneration statt, also bleibt nur die eine Möglichkeit übrig, dass die Regeneration erfolgt auf Grund eines vermehrten Wachstums an der Iriswurzel. Die Grenze zwischen Iris und Retina, die pars ciliaris, wird ja gebildet durch einen Kranz undifferenzierter Epithelzellen, welcher die Matrix einerseits für die Zellen der Retina, anderseits für das Irisepithel darstellt. Von dieser Stelle, von welcher aus das normale ontogenetische Wachstum der Iris erfolgt, geht also zweifellos auch das regenerative Wachstum aus. Wie die Iris im Laufe ihrer, wenigstens späteren, ontogenetischen Entwicklung dadurch wächst, dass sie von der Wurzel her vorgeschoben wird, so erfolgt auch der regenerative Ersatz von der normalen Vegetationszone aus. In der Tat kann in mehreren meiner Präparate eine stärkere Zellvermehrung an dieser Stelle mit voller Deutlichkeit nachgewiesen werden.

Die Regeneration der Iris zeigt also insofern eine Analogie mit der Regeneration der Linse, als auch hier die Wiederbildung des Verlorenen von einer anderen als der Wundstelle aus erfolgt. Aber während wir gegenüber der Linsenregeneration erkennen müssen, dass eine Regeneration von einer Wundstelle aus überhaupt nicht möglich wäre und daher, falls überhaupt ein Linsenersatz stattfinden soll, dieselbe von einer unverletzten Stelle aus erfolgen muss, liegen die Verhältnisse für die Regeneration

der Iris in dieser Hinsicht völlig anders. Denn hier hätte die Regeneration ja wohl auch von der Wundstelle ausgehen können. Es sind Zellen im Überfluss da, die nur ihresgleichen zu produzieren hätten und deren Proliferationsfähigkeit sich durch Linsenextraktion jederzeit nachweisen lässt. Aber der an der Iris einsetzende Wundreiz ist auffallenderweise nicht imstande, diese Proliferationsfähigkeit zur Entfaltung zu bringen. Entfernt man dagegen am iridotomierten Auge die Linse, dann verändert sich das Bild, dann wird das Pigment abgegeben, die Zellen wuchern, die Iris wächst und regeneriert vom peripheren Rande aus die Linse und sich selber.

Erst nach dem Verlust der Linse scheint also das Epithel der Iris eine merkwürdige Umstimmung zu erfahren und Fähigkeiten zu entfalten, die auf andere Art auffallenderweise nicht bei ihr auszulösen sind. Denn während das Irisepithel durch Linsenextraktion veranlasst werden kann, zu wuchern und sogar völlig heterogene Bildungen, nämlich Linsenfasern zu produzieren, scheint sich dieses Epithel anderen Reizen gegenüber völlig passiv zu verhalten und sogar bei direkter Verletzung seiner Substanz nicht einmal diejenige Reaktion zu zeigen, die wir sogar noch bei Epithelien der höchststehenden Organismen antreffen.

Warum wuchert das Irisepithel nicht auf den traumatischen Reiz?

Warum erfolgt die Regeneration der isoliert verletzten Iris nicht von den Wundrändern aus? Das Fehlen der Fähigkeit kann nicht der Grund sein. Das Fehlen einer auslösenden Ursache, eines „Reizes", auch nicht, denn der Reiz ist zum mindesten stärker als bei der Linsenextraktion.

Warum also?

Basel, den 16. Juni 1903.

Erklärung der Figuren auf Tafel I.

Fig. 1. Obere Iridotomie, 40 Tage nach der Operation.
Fig. 2. Untere Iridotomie, 22 Tage nach der Operation.
Fig. 3. Dasselbe Präparat in stärkerer Vergrösserung.
Fig. 4. Obere Iridotomie, 50 Tage nach der Operation.
Fig. 5. Untere Iridotomie, 50 Tage nach der Operation.
Fig. 6. Dasselbe Präparat in stärkerer Vergrösserung.
Fig. 7. Obere Iridotomie, 67 Tage nach der Operation.

Aus dem anatomischen Institut der Tierärztlichen Hochschule in Dresden.

Über Besonderheiten im Bau der Blutgefässe.

Von

Prof. Dr. **Baum** und Dr. med. vet. **Thienel.**

Hierzu Tafel II.

Obwohl über das Blutgefässsystem des Menschen, sowie verschiedener Haustiere zahlreiche und eingehende Untersuchungen vorliegen, findet sich auffallenderweise in der Litteratur nirgends eine Angabe darüber, dass ganze Gefässstämme mit ihren Abzweigungen systematisch in kleinen, regelmässigen Zwischenräumen mikroskopisch daraufhin untersucht worden wären, wie und wo der Uebergang von dem elastischen zum muskulösen Typus bei den Arterien und die Zunahme der Muskulatur bei den Venen vor sich geht. Es gibt weiterhin die Litteratur keinen genügenden Aufschluss darüber, ob im histologischen Baue der Gefässe nach Abzweigung sehr starker Seitenäste entsprechend der Veränderung des Blutdruckes auch plötzlich der Bau des Hauptstammes ein anderer wird oder nicht, und ob die eventuellen Veränderungen von der Grösse des Abzweigungswinkels und der Stärke der Seitenäste abhängig sind. Auch die Frage, ob der Bau der Arterien ein in charakteristischer Weise verschiedener ist je nach der Richtung der Arterien, d. h. je nachdem, ob diese auf- oder abwärts steigen, ist bis jetzt noch nicht genügend berücksichtigt worden. Ferner sind in der Litteratur nirgends Angaben über einen direkten Vergleich korrespondierender Arterien und Venen verschiedener Tierarten zu finden. Es fällt dies um so mehr auf, als a priori zu vermuten ist, dass, analog den Verschiedenheiten des Blutdruckes, Unterschiede in den Blutgefässen selbst existieren müssen und zwar je nach der Tiergattung, nach der Lebens- und Gebrauchsart derselben, unter Umständen auch je nach der Nahrung (Fleisch- und Pflanzenfresser), vor allen Dingen aber auch nach dem Temperament (kalte und warme Schläge der Pferde) und endlich je nach dem Alter.

Derartige Vermutungen veranlassten uns, einmal die A. und V. axillaris mit ihren sämtlichen Verzweigungen in der Schultergliedmasse von Pferd, Esel, Rind,

Kalb, Schaf, Schwein und Hund in Zwischenräumen von 1—2, höchstens 3 cm auf ihren histologischen Bau zu untersuchen; natürlich erstreckten sich die Untersuchungen nur auf die grösseren Gefässe und bei den vom Stammgefässe abgehenden Seitenästen nur auf den Anfangsteil der letzteren.

Diese Untersuchungen haben eine ganze Reihe wichtiger, neuer Befunde ergeben, sodass wir uns zu einer Veröffentlichung derselben entschlossen haben.

Betreffs der angewandten Technik sei nur kurz folgendes erwähnt: Um postmortale Veränderungen der Gefässe möglichst zu vermeiden, wurden die Arterien und Venen der Schultergliedmasse wenige Stunden nach dem Tode, bisweilen direkt nach dem Schlachten der Tiere präpariert, dann bei kleinen Tieren je ein Centimeter resp. jeder zweite, bei grossen jeder zweite resp. dritte Centimeter herausgeschnitten und nach Bezeichnung des proximalen Teiles des Stückes in ein mit Signatur versehenes Glasfläschchen mit Zenker'scher Flüssigkeit gelegt, worin die Stücke behufs Fixierung 24 Stunden verblieben. So wurden von je einer Gliedmasse des Pferdes durchschnittlich 120, des Esels 40, des Rindes 140, des Kalbes 50, des Schafes 40, des Schweines 40 und des Hundes 40 Präparate eingelegt. Nach dem Fixieren wurden die Stückchen, um Verwechselungen zu umgehen, einzeln in Mullsäckchen gepackt und 24 Stunden in fliessendes Wasser gelegt. Hierauf wurden sie in 70%, 80% und 90% Alkohol in 24stündigem Wechsel gehärtet.

Um die von der Fixierungsflüssigkeit in den Präparaten zurückgebliebenen Sublimatkrystalle zu entfernen, wurden dem 90% Alkohol einige Tropfen Jodtinktur bis zur deutlichen Gelbfärbung zugesetzt, wodurch sich das Sublimat in lösliches Quecksilberjodid umwandelt. Nach 8—10 Tagen wurde die Härtung mit 95% und absolutem Alkohol fortgesetzt.

Wurden die Präparate, ohne vorher fixiert zu sein, sogleich in Alkohol in den angegebenen Konzentrationen gehärtet, dann fielen die Färbungen nicht annähernd so gut aus; es trat auch die Form der einzelnen Elemente, namentlich der Kerne, bei den mit Zenker'scher Flüssigkeit fixierten Präparaten bedeutend schöner und schärfer hervor, als in den nur in Alkohol gehärteten. Als Einbettungsmethode erwies sich in jeder Beziehung die Paraffineinbettung vorteilhafter als die Celloidineinbettung.

Für gewöhnlich wurden nur Querschnitte angefertigt, jedoch machten sich manchmal zur Kontrolle oder auch zwecks besserer Übersicht bei Gefässabgängen Längsschnitte nötig; bei der A. subscapularis und einigen anderen mussten auch Schrägschnitte in verschiedenen Winkeln ausgeführt werden. Die Dicke der Schnitte betrug im Allgemeinen 6—12 μ. Bei den Arterien wurden der Einfachheit halber die Schnitte durch Xylol von dem Paraffin befreit und dann verschieden gefärbt. Es hatte dies den Vorzug vor dem Aufkleben, weil es auf diese Weise möglich war, mehrere verschieden gefärbte Schnitte nebeneinander auf einen Objektträger zu bringen, wodurch ein genauer Vergleich derselben bedeutend erleichtert wurde. Bei den Venen jedoch konnte nicht so verfahren werden, da dieselben teils schon im Xylol, teils im Alkohol in kleine Stücke zerfuhren, weshalb dieselben mit Wasser (Mayer) aufgeklebt wurden.

Was die Färbung der Schnitte anlangt, so wurden die verschiedensten Methoden versucht, jedoch seien nur diejenigen erwähnt, die sich als die geeignetsten und besten erwiesen haben.

Zur Kernfärbung wurde Delafields Hämatoxylin in starker Verdünnung verwendet; bisweilen wurden die Präparate mit sehr schwacher Eosinlösung nachgefärbt. Um die elastischen Fasern deutlich zu färben, wurde das von Unna (15) empfohlene Verfahren mit Orcëin versucht. So schön auch die elastischen Fasern bei dieser Methode hervortreten, so eignet sie sich zu einer Anwendung im grossen Massstabe weniger, weil die Färbung 24 Stunden Zeit in Anspruch nimmt. Als mindestens gleich gut, wenn nicht noch besser, vor allen Dingen aber praktischer und bequemer und für Kombinationsfärbungen geeigneter, hat sich die Weigert'sche Färbung Resorcin-Fuchsinlösung (16), bei der die elastischen Fasern tief dunkelblau gefärbt sind, erwiesen. Die von Hansen (4) empfohlene Bindegewebsfärbung mit Säurefuchsin-Pikrinsäurelösung, bei der das Bindegewebe rot, die elastischen Fasern garnicht und Muskulatur gelb gefärbt sind, ergab sehr schöne Resultate und wurde bei jedem Präparate angewendet. Auch Kombinationen von Kernfärbung mit Weigert'scher oder Hansen'scher Färbung, sowie Hansen'sche und Weigert'sche Färbung ergaben sehr schöne Übersichtsbilder, die einen genauen Vergleich der histologischen Verhältnisse ermöglichten. Alle diese Färbungen eigneten sich auch sehr gut zur Herstellung der von uns angefertigten Mikrophotographien.

Ehe wir auf die Besprechung von Einzelheiten eingehen, sei noch erwähnt, dass wir in Anlehnung an Schiefferdecker (12), Grünstein (3), Szymonowicz (14) an der Wand der Blutgefässe folgende Schichten unterscheiden:

1. Endothel,
2. Intima (intermediäre Lage Eberths [1], innere Längsfaserhaut nach Remak [11], streifige Lage der Innenhaut nach Kölliker [7], Gimbert [2]),
3. Tunica elastica interna (elastische Innenhaut),
4. Tunica media,
5. Tunica elastica externa (äussere elastische Haut, Henle [5]).
6. Tunica externa oder Tunica adventitia.

Die längsverlaufenden Fasern der Intima erscheinen auf Querschnitten natürlich als Körnchen (Fig. 1 und 2), weshalb wir für diese Schicht der Intima der Einfachheit halber auch die Bezeichnung Körnchenschicht gebrauchen werden.

Wir werden nun im Nachfolgenden zunächst die für die einzelnen Schichten charakteristischen Befunde schildern und im Anschluss daran die für die einzelne Tierart eigenartigen Verhältnisse zusammenstellen.

I. Für die **einzelnen Schichten der Arterienwände** ergeben sich aus unseren Untersuchungen folgende Besonderheiten:

a) Betr. des **Endothels** der Blutgefässe können wir den Angaben von Legros (8) beipflichten, dass die grösseren Tiere auch grössere Zellen des Gefässendothels besitzen.

b) **Intima:** Die Dicke der Intima steht im grossen und ganzen annähernd im gleichen Verhältnis zu dem Querdurchmesser der Arterien. Sie ist bei Pferd, Esel und Rind in den grossen Gefässen des proximalen Teiles der Schultergliedmasse sehr stark und besitzt hier mehrere (3—5) Schichten von längsverlaufenden, elastischen, in der Regel gefensterte Membranen bildenden Fasern (Körnchenschicht), welch' letztere gegen das distale Ende der Gliedmasse an Zahl allmählich derart abnehmen, dass sie bei Pferd und Esel in der A. digitalis communis bereits verschwunden sind, hingegen beim Rind sich bis zur Zehe, allerdings nur einschichtig, erhalten. Beim Schaf ist die Körnchenschicht in der A. axillaris nur einreihig, in der A. brachialis ist sie bereits nicht mehr nachzuweisen. Der Hund besitzt keine und das Schwein nur äusserst spärliche, elastische Fasern in der Intima.

Es ist mithin die Körnchenschicht der Intima in den Hauptarterien der Schultergliedmasse am stärksten beim Rind, Kalb, Pferd, Esel und Schaf, weniger beim Schwein und garnicht beim Hund ausgebildet.

Es lässt dieser Befund fast vermuten, dass die Körnchenschicht bei den Herbivoren sehr gut, bei den Carnivoren hingegen garnicht entwickelt ist; das Schwein als Omnivore würde in der Mitte stehen. — Es müssten jedoch hierüber noch genauere Untersuchungen namentlich grösserer Arterien (A. aorta, A. carotis u. a.) vorgenommen werden, wo voraussichtlich bei stärkerer Entwicklung dieser Schicht der Unterschied bedeutend besser zu sehen sein würde.

Es machte uns auch an vielen Stellen den Eindruck, als ob die Körnchenschicht den Gefässabzweigungen gegenüber bedeutend stärker sei, als an den benachbarten Stellen.

Muskelzellen haben wir hauptsächlich in der Intima der grossen Arterien der Schultergliedmasse bei Rind, Pferd und Esel, vereinzelt auch bei Schaf, Schwein und Hund gefunden. Dieselben waren meist longitudinal angeordnet und traten besonders in der Nähe von Gefässabgängen gehäuft auf.

c) **Tunica elastica interna**: Diese zwischen Intima und Media sich einschiebende, elastische Lamelle tritt bei den Tieren, bei welchen in der Intima relativ viel longitudinale, elastische Fasern vorkommen, im allgemeinen erst mit dem Verschwinden der letzteren auf und nimmt, je mehr die elastischen Fasern der Intima in den Hintergrund treten, an Stärke bedeutend zu. Nur ausnahmsweise (z. B. in der A. subscapularis des Rindes) treten Körnchenschicht und Tunica elastica interna nebeneinander auf.

Bei Schwein und Hund, bei denen die Körnchenschicht der Intima fehlt oder nur ganz spärlich entwickelt ist, tritt die Tunica elastica interna bereits in der A. axillaris sehr stark auf und lässt sich durch das ganze Gefässgebiet der Gliedmasse verfolgen.

Die Ergebnisse unserer Untersuchungen beweisen mithin, dass die Tunica elastica interna in den Arterien um so deutlicher und stärker ausgebildet auftritt, je dünner und ärmer an elastischen Fasern die Intima ist.

d) Die wesentlichsten Unterschiede, welche die einzelnen Arterien bei den untersuchten Tierarten zeigten, waren haupt-

sächlich in der **Media** zu finden, die im nachstehenden näher besprochen werden wird, und zwar soll zunächst das Verhalten der elastischen Fasern der Media berücksichtigt werden.

Bekanntlich nehmen die elastischen Fasern der Media mit dem Kleinerwerden der Gefässe ab; aus unseren Untersuchungen geht nun aber hervor, dass die Abnahme je nach der Tierart eine ganz verschiedenartige sein kann, wie die nachfolgende Beschreibung zeigen wird. Nehmen wir die Media, wie es ja auch in der Tat ist, als denjenigen Teil der Gefässwand an, der ihr einen typischen Charakter verleiht, so können wir nach ihrem Bau die Arterien der Schultergliedmasse des Pferdes nach der allerdings veralteten, aber hier sehr wohl geeigneten Ansicht von Ranvier (10) in zwei Gruppen einteilen:

1. Die des elastischen Typus,
2. Die des muskulösen Typus.

Zu den ersteren können wir die Arterien des proximalen Teiles der Gliedmasse bis annähernd zum Ellbogengelenk rechnen.

Es ist wohl klar, dass dabei nur die grösseren Arterien gemeint sind und zwar auch nur in der Hauptsache der Anfangsteil derselben; denn gegen das Ende zu verlieren sich auch in diesen die elastischen Fasern der Media, und es gehen die Arterien in den muskulösen Typus über.

Vom Ellbogengelenk abwärts, also von der A. mediana ab, verschwinden beim Pferde die elastischen Fasern der Media, und es nimmt die letztere einen fast reinmuskulösen Charakter an; es findet sich zwar in der Media immer noch elastisches Gewebe, aber nur in Form äusserst feiner Fäserchen.

Die elastischen Fasern der Media nehmen also ganz bedeutend ab; es wird diese Abnahme aber dadurch kompensiert, dass die zirkulär verlaufenden, elastischen Fasern der Media durch längsverlaufende, elastische Fasern in der Adventitia (siehe diese) ersetzt werden, ein Umstand, auf den wir besonders aufmerksam machen möchten. In ganz analoger Weise geht mit dem Verschwinden der elastischen Fasern der Media ein solches der längsverlaufenden, elastischen Fasern der Intima (Körnchenschicht, s. oben) einher; an ihrer Stelle tritt, wie beschrieben, eine im Verlaufe der Gefässe distalwärts stärker werdende, elastische Membran, die Tunica elastica interna, auf.

Ganz anders verhält sich die Abnahme der elastischen Fasern beim **Esel**, bei dem man eine derartige Gliederung der Arterien in zwei Gruppen wie beim Pferde nicht durchführen kann, da bei ihm die zirkulär verlaufenden, elastischen Fasern der Media fast durch das ganze Gefässgebiet, speziell die Haupt- und Stammarterien, bis zur A. digitalis communis erhalten bleiben. Die Abnahme der elastischen Fasern erfolgt beim Esel ausserdem nicht gleichmässig in der ganzen Media, sondern geht in der Weise vor sich, dass die elastischen Fasern in derselben vom äusseren Rande her schwinden, indem erst das äussere Drittel, später die äussere Hälfte und schliesslich sogar zwei Drittel der Media ohne elastische Fasern sind, bezw. nur noch ein feinstes Netzwerk von elastischen Fäserchen enthalten.

Während beim Esel die Abnahme der elastischen Fasern in der Media vom äusseren Rande her erfolgte, ist dies beim **Rinde** gerade umgekehrt. Bei ihm bilden die elastischen Fasern in der Media sowohl der A. axillaris, wie auch der A. brachialis und des Anfangsteiles der A. subscapularis einen inneren, weitfaserigen und einen äusseren, engfaserigen Teil zirkulär verlaufender Fasern (während dies in der A. subscapularis des Pferdes und Hundes gerade umgekehrt ist). Das Verschwinden der elastischen Fasern geht nun beim Rinde in der Weise vor sich, dass in der A. axillaris und im Anfangsteil der A. brachialis die beiden erwähnten Teile annähernd gleich gross sind, im weiteren Verlaufe der A. brachialis jedoch der innere weitfaserige Teil immer breiter wird, indem sich der äussere, engfaserige verschmälert. Am Ende dieser Arterie sind schliesslich nur noch wenige, zirkulär verlaufende, elastische Fasern mit ziemlich grossen Zwischenräumen vorhanden, während die äussere, engfaserige Schicht vollkommen verschwunden ist.

In der A. axillaris des Rindes sind zwar an und für sich, also absolut, weniger elastische Fasern in der Media als beim Pferde, aber sie bleiben länger in der A. brachialis erhalten, ja sie sind sogar noch in der A. mediana deutlich nachweisbar, während sie beim Pferd, wie erwähnt, ungefähr am Ellbogengelenk verschwinden.

Kalb und **Schaf** zeigen betr. der Abnahme der elastischen Fasern der Media in der A. axillaris, A. brachialis und A. mediana ein ähnliches Verhalten, wie das Rind.

Bei **Schwein** und **Hund** hingegen erinnern uns die Verhältnisse der elastischen Fasern in der Media sehr an die des Esels. Bei beiden beginnt die Abnahme derselben in der Media vom äusseren Rande her und schreitet nach innen zu vorwärts. Die Verhältnisse beim Hunde gleichen insofern denen beim Esel noch mehr, als sich die elastischen Fasern, wenn auch nur in geringer Anzahl, doch bis zur A. digitalis communis erhalten.

Die Abnahme der elastischen Fasern der Media geht mithin beim Pferd gleichmässig über die ganze Media verbreitet und verhältnismässig schnell vor sich, während bei Rind, Kalb und Schaf die Abnahme langsamer und von innen nach aussen in der Media erfolgt; bei Esel, Schwein und Hund geschieht sie noch allmählicher und zwar von aussen nach innen.

Das Bindegewebe in der Media der Arterien nimmt proportional dem Verschwinden der elastischen Fasern ab. (Fig. 1 und 3.)

Was die Muskulatur der Media anlangt, so steht diese im umgekehrten Verhältniss zu den elastischen Fasern, d. h. je mehr elastische Fasern in der Media vorhanden sind, desto geringer ist die Muskulatur entwickelt. Demnach ist bei allen Tieren von der A. axillaris aus in distaler Richtung eine stete Zunahme der Muskulatur zu konstatieren, die ganz analog dem Verschwinden der elastischen Fasern bei den einzelnen Tiergattungen verschieden schnell erfolgt und sowohl vom inneren, wie auch vom äusseren Rande der Media vor sich gehen kann. Dass die Muskulatur der Media bei den verschiedenen Tieren ungleich in derselben verteilt sein muss, geht ohne weiteres aus dem soeben geschilderten Verhalten der elastischen Fasern hervor.

Der weitaus grösste Teil der Muskelfasern zeigt natürlich einen zirkulären Verlauf; immerhin haben wir auch längsverlaufende Muskelzellen, bezw. Anhäufungen solcher in vielen Gefässen aller untersuchten Tiere gefunden; ganz besonders auffallend waren sie beim Pferd in der A. brachialis

in der Nähe des Ellbogengelenkes; aber auch in der A. mediana kamen sie in der Nähe der Gelenke vor.

Es liegt die Vermutung nahe, dass diese längsverlaufenden Fasern den Arterien die Möglichkeit geben sollen, bei Streckungen und Beugungen der Gelenke sich eventuell der Länge nach kontrahieren oder andererseits Dehnungen ohne Schaden aushalten zu können.

Es sei ferner hervorgehoben, dass die Muskelzellen der Media einer bestimmten Wandpartie nicht immer die gleiche Grösse haben. So fanden wir z. B. in der A. mediana des Pferdes in der Media nahe der Tunica elastica interna kleinere Muskelzellen, welche nach der Adventitia hin immer grösser wurden. (Fig. 3.)

In der A. axillaris war die Muskulatur der Media durchaus nicht bei den einzelnen Tierarten gleichmässig entwickelt; unsere Untersuchungen ergaben vielmehr, dass die Media der A. axillaris beim Pferd relativ am wenigsten Muskelzellen hat, während vor allem beim Rind und ebenso bei den anderen Tieren die Muskulatur verhältnismässig bedeutend stärker entwickelt ist. — Der Unterschied in der Muskulatur der Media in der A. axillaris vom Pferd und Rind besteht darin, dass sich beim Pferd zwischen je zwei zirkulär verlaufenden, elastischen Fasern durchschnittlich nur eine, beim Rind hingegen zwei bis drei Lagen glatter Muskelfasern befinden.

Ein ganz auffallendes und bisher unseres Wissens noch nirgends beschriebenes Verhalten zeigt die Muskulatur in der Media der A. subscapularis und einiger ihrer Äste, besonders beim Pferde. Bei diesen besitzen nämlich die meisten Muskelzellen der äusseren Hälfte der Media eine schräge Richtung und zwar derart, dass die einen ungefähr in einem Winkel von 30°—40°, die anderen in einem solchen von 120°—130° zur Gefässaxe verlaufen, sodass sie demnach Touren bilden, welche fast spiralig in dem Gefäss gehen und sich annähernd unter 80°—90° kreuzen.

Dies eigentümliche Verhalten fällt bereits bei der Betrachtung einfacher Querschnitte durch die A. subscapularis auf. Schon in diesen sieht man, dass die meisten Muskelzellen der äusseren Hälfte der Media in schräger Richtung, bezw. nicht in einer Ebene mit den zirkulär verlaufenden der inneren Hälfte der Media liegen (Fig. 6.),

denn die Kerne waren weder auf dem Quer-, noch auf dem Flächenschnitt getroffen, sodass sie weder zirkuläre noch längsverlaufende Richtung haben konnten. Nach der Anordnung der Zellkerne auf dem Querschnitte lag infolgedessen die Vermutung, dass die Zellen in schräger Richtung verliefen, sehr nahe Zur Bestätigung dieser Annahme wurden nun Schrägschnitte in verschiedenen Winkeln ausgeführt, da die Zellkerne, falls sie wirklich eine schräge Richtung zur Axe des Gefässes besitzen, bei einem geeigneten Schrägschnitte entweder auf dem Quer- oder Flächenschnitt getroffen werden mussten. In der Tat zeigten die Schnitte im Winkel von 30°—40° Gruppen von Muskelzellen auf dem Flächen-, sowie solche auf dem Querschnitt (Fig. 7.)

Auf einem Schrägschnitte in entgegengesetzter Richtung, d. h. in einem Winkel von 120°—130°, musste das Bild natürlich ein ganz ähnliches sein; denn es mussten sich die Zellen, die im vorigen Präparate auf dem Querschnitt getroffen, auf dem Längsschnitt zeigen und umgekehrt. Wirklich haben diese Schnitte das erwartete Bild gezeigt. Es ist dadurch mit Sicherheit nachgewiesen, dass die Hauptmuskulatur der A. subscapularis — wie aus den Mikrophotographien (Fig. 6. und 7.) hervorgeht — in schräger Richtung verläuft. Da nun mehrere Züge in entgegengesetzter Richtung gehen, so besitzt das Gefäss verschiedene Spiraltouren glatter Muskelfasern, die sich gegenseitig kreuzen.

Diese spiralige Anordnung glatter Muskelfasern in Gefässen ist, wie oben erwähnt, bis jetzt noch von niemand nachgewiesen worden; es dürfte wohl daraus zu schliesen sein, dass sie eben nur selten vorkommt.

Der physiologische Grund für dieses Verhalten der Muskelfasern dürfte wohl in der Richtung des Blutgefässes zu suchen sein. Die A. subscapularis steigt beim Pferde nach ihrem Ursprung aus der A. axillaris fast senkrecht in die Höhe; es ist infolgedessen ein bedeutender Blutdruck zum Vorwärtstreiben des Blutes notwendig. Die spiraligen Muskelzüge sollen offenbar die peristaltischen Kontraktionen des Blutgefässes begünstigen. Für die Richtigkeit dieser Annahme spricht wenigstens auch die weitere Tatsache, das diejenigen Äste der A. subscapularis, die ebenfalls mehr oder weniger steil dorsalwärts in die Höhe steigen (A. thoracicodorsalis, circumflexa humeri posterior, circumflexa scapulae), eine spiralige Anordnung der Muskelfasern der Media erkennen lassen; sobald diese Gefässe jedoch einen schrägen, bezw. horizontalen Verlauf an-

nehmen, treten die Spiraltouren mehr und mehr in den Hintergrund, um allmählich ganz zu verschwinden.

Bei den anderen untersuchten Tieren: Esel, Rind, Schaf, Schwein und Hund sind diese spiraligen Muskelzüge nur spärlich oder fast garnicht vorhanden. Dieses verschiedenartige Verhalten lässt sich vielleicht in folgender Weise erklären:

Beim Pferd werden infolge der höheren Gangarten sehr grosse Anforderungen an die Schultermuskulatur gestellt; diese bedarf dementsprechend einer starken Blutzufuhr, resp. einer sehr guten Ernährung. Weniger ist dies bei Rind, Schaf und Schwein nötig, wie dies schon aus deren Lebensweise und Gebrauchsart hervorgeht. Ausserdem kommt noch hinzu, dass bei diesen Tieren infolge der mehr schrägeren Lage des Schulterblattes auch ein weniger steiler Verlauf der A. subscapularis vorhanden ist, sodass kein so grosser Blutdruck wie beim Pferde notwendig ist, um das Blut in der A. subscapularis in die Höhe zu treiben.

Die Vermutung, dass die Spiraltouren bei edleren Vollblut- oder Rennpferden stärker ausgebildet sind, liegt sehr nahe und ist in gewisser Beziehung, jedoch noch nicht als vollkommen sicher, von uns bestätigt worden, insofern, als die Spiraltouren bei einem Pferd schweren Schlages weniger entwickelt waren, als bei den anderen untersuchten Pferden, die anscheinend dem leichten Wagenschlag angehörten.

e) Die **Tunica elastica externa** (Henle) ist nicht bei allen Tieren zu finden. Sie ist bei Pferd, Esel, Rind und Kalb in den Arterien der Schultergliedmasse gar nicht vorhanden, desgleichen fehlt sie in den meisten Arterien beim Schwein, und in den wenigen Gefässen, in denen sie vorkommt, ist sie nur sehr schwach entwickelt. Anders verhalten sich die Verhältnisse beim Schaf und Hund, denn bei diesen ist die Tunica elastica externa in der A. axillaris und A. brachialis, wie auch in der A. radialis und ulnaris sehr stark ausgebildet. Sie gleicht hier in ihrem Bau vollkommen der Tunica elastica interna, nur mit dem Unterschied, dass sie nie die Stärke derselben erreicht.

f) Für die **Adventitia** ist charakteristisch, dass bei sämtlichen Tieren eine Zunahme der längsverlaufenden, elastischen Fasern die Adventitia vom proximalen nach dem distalen Teil der Gliedmasse zu konstatieren ist, die ungefähr im umgekehrten Verhältnis zur Abnahme der elastischen Fasern der Media steht, sodass demnach gewissermassen ein Antagonismus zwischen den elastischen Fasern der Media und denen der Adventitia existiert.

Am geringsten erscheint die Vermehrung der elastischen Fasern in den Arterien der Schultergliedmasse beim Rind, denn bei diesem finden sich bereits in der Adventitia der A. axillaris annähernd 4—5 mal mehr elastische Fasern als beim Pferd (Fig. 1 und 2), sodass eine Zunahme in den Arterien in distaler Richtung kaum mehr möglich ist. Die Adventitia der A. axillaris des Rindes zeichnet sich ferner noch dadurch aus, dass in ihr trotz der vielen elastischen Fasern verhältnismässig nur wenig Bindegewebe vorkommt (Fig. 2). Beim Kalb hingegen besitzt die Adventitia sämtlicher Arterien relativ sehr viele Bindegewebskerne. — Muskelzellen haben wir in der Adventitia im arteriellen Blutgefässsystem bei allen Tiergattungen sowohl vereinzelt, wie auch in Bündeln gefunden, welch' letztere namentlich bei Rind und Pferd häufig auftraten.

Die Stärke der Adventitia und dementsprechend der Gehalt an elastischen Fasern ist, ähnlich wie bei der Media, mancherlei Schwankungen unterworfen. Sie ist abhängig von der Lage, Umgebung und Befestigung der Arterie. Auffallend stark ist die Adventitia beim Rind entwickelt, wo sie ebenso stark, ja noch bedeutend stärker als die Media sein kann.

An den vasa vasorum der Arterien sind bei den einzelnen Tiergattungen keinerlei Unterschiede zu finden gewesen. Nur die Zahl derselben ist verschieden, und zwar ist sie abhängig sowohl von der Stärke der Wand, als auch vor allem von dem Gehalt der Media an Muskelzellen. Je grösser der letztere ist, desto zahlreicher treten die vasa vasorum auf. Infolgedessen haben die Arterien mit fast rein muskulöser, starker Media viel, hingegen diejenigen, deren Media mehr elastische Fasern als Muskelzellen besitzt, wenige vasa vasorum. Durch die Tunica elastica interna treten sie nicht hindurch.

Nachdem im Vorstehenden die einzelnen Schichten der Gefässwand im Allgemeinen geschildert wurden, sollen im Nachfolgenden noch einige Punkte besprochen werden, die unser besonderes Interesse erregten und deshalb genauer untersucht worden sind.

Sie betreffen zunächst die Frage, ob eine Arterie direkt nach Abgabe eines grösseren Gefässes in ihrem histologischen Bau irgendwelche charakte-

ristische Veränderungen erfährt, und ob hierfür eine bestimmte Regel aufzustellen möglich ist.

Wir können diese Frage auf Grund unserer Untersuchungen nicht ohne weiteres mit „Ja“ beantworten. Vor Beginn der Untersuchungen vermuteten wir, nach Abzweigung eines starken Seitenastes in dem Hauptgefässe Veränderungen entsprechend dem veränderten Blutdruck zu finden. Unsere Vermutungen wurden aber nur durch das Verhalten der A. brachialis beim Pferde bestätigt. Dieselbe behält nämlich bis zur Abgabe der A. circumflexa humeri anterior denselben Bau wie die A. axillaris. Nach Abgabe der A. circumflexa humeri anterior aber zeigt die A. brachialis plötzlich ein ganz anderes Bild; es verschwinden an verschiedenen Stellen die elastischen Fasern der Media, oder werden dünner und sind nicht mehr zusammenhängend. Noch mehr ändert sich dies Bild nach Abgabe der A. profunda brachii; denn jetzt sind die elastischen Fasern als solche überhaupt nicht mehr vorhanden, sondern es finden sich nur noch feine, elastische Fäserchen, die regellos durcheinander liegen.

Diese plötzliche Abnahme der elastischen Fasern war eigentümlicher Weise aber nur beim Pferde in der A. brachialis zu finden. Bei den anderen untersuchten Tieren konnten wir wohl auch eine Abnahme der elastischen Fasern nach Abgang eines grösseren Gefässes konstatieren, jedoch war sie nirgends so ausgesprochen und deutlich wie beim Pferde.

Des weiteren suchten wir die Frage zu entscheiden, ob sich Veränderungen und Unterschiede im Bau der Arterienwand bei einem Gefässabgang nachweisen lassen, je nachdem das Gefäss im spitzen, rechten oder gar im stumpfen Winkel abzweigt.

In dieser Beziehung ist uns bei unseren Untersuchungen vor allem aufgefallen, dass die der Abzweigung gegenüberliegende Wand des Stammgefässes und zwar hauptsächlich die Media derselben, eine Zunahme in der Stärke, wenn auch in verschieden hohem Grade, erfährt; dieser Umstand dürfte begreiflich erscheinen, wenn man bedenkt, dass die verdickte Wand nicht nur einen grossen Widerstand auszuhalten, sondern auch einen aktiven Druck auszuüben hat, um das Blut in das abzweigende Gefäss zu pressen.

Die Zunahme der Wandstärke erstreckt sich vornehmlich auf die Media und nicht nur auf die Muskulatur, sondern auch auf die elastischen Fasern, die namentlich auf der Seite des abzweigenden Gefässes zahlreich auftreten; ihre Anordnung ist hier eine sehr komplizierte, denn sie besitzen die verschiedensten Richtungen, indem sie sowohl zirkulär, wie auch schief (spiralig) oder in Achtertouren um die Stammarterie und gleichzeitig um das abzweigende Gefäss verlaufen.

In der Nähe von Astabgaben kommen weiterhin in der Media des Stammgefässes öfters viele längsverlaufende Muskelzellen vor, die dann als zirkulärverlaufende in das abzweigende Gefäss übergehen. In den grösseren Arterien, namentlich von Pferd und Rind, häufen sich bei Abzweigungen Muskelzellen sowohl in der Intima, wie auch vor allem in der Adventitia an, wo sie in Form ziemlich starker Bündel die verschiedensten Richtungen einnehmen.

Hingegen konnten wir charakteristische, bauliche Unterschiede im Stammgefäss je nach der Grösse des Abzweigungswinkels des Seitengefässes nicht mit Sicherheit feststellen.

Auch die Frage, ob das Alter von Einfluss auf den histologischen Bau der Arterien sein dürfte, haben wir beachtet, konnten aber positive Tatsachen in dieser Beziehung nicht feststellen. Auch die Angabe von Ebner (1a), dass die Intima in den grossen und mittleren Arterien im Allgemeinen mit zunehmendem Alter verdickt, konnten wir für das Verbreitungsgebiet der A. axillaris der Haustiere nicht bestätigen. Es wäre höchstens zu erwähnen, dass beim Kalb in der A. ulnaris und radialis, sowie in der A. digitalis communis im Verhältnis zu den entsprechenden Gefässen des Rindes bedeutend mehr feine, elastische Fäserchen in der Media vorkamen. Es ist möglich, dass dieselben im späteren Alter schwinden oder beim Wachstum nur die Muskulatur sich vermehrt und dadurch beim Rinde diese Fäserchen verhältnismässig weniger zahlreich erscheinen.

II. Für den **Bau der Venen** haben unsere Untersuchungen folgendes ergeben:

Die Schultergliedmassenvenen der untersuchten Tierarten gehören zu den muskulösen Venen im Sinne Eberths (1), denn

in dem ganzen Venensystem kommen in der Media Muskelzellen vor, die zudem stets zirkulär verlaufen.

Besondere Unterschiede im Bau der Venen bei den verschiedenen Tiergattungen konnten wir trotz eingehender Untersuchungen nicht feststellen, mit Ausnahme einer Eigentümlichkeit beim Pferde, die noch besprochen wird.

Das elastische Stützgerüst der Venenwand unterscheidet sich wesentlich von dem der Arterien dadurch, dass bei den Venen sämtliche elastische Fasern der Intima, Media und Adventitia längsverlaufend sind (Fig. 4 und 5). Es fällt ferner im Gegensatze zu den Arterien ganz besonders auf, dass sich die elastischen Fasern an Zahl verhältnismässig gleichbleibend durch das ganze Venensystem hindurchziehen (Fig. 4 und 5), während bei den Arterien eine sehr starke Abnahme sowohl in der Inmtia, wie auch vor allem in der Media zu konstatieren war.

Die Dicke der Venenwand und insbesondere die Dicke der Media sind erheblichen Schwankungen unterworfen.

Bei den Venen, die abwärts verlaufen, wie die V. subscapularis und verschiedene in diese einmündende Venen — V. thoracicodorsalis u. a. — ist eine äusserst dünne Wand und ein höchst spärliches Auftreten der Muskelzellen in der Media zu konstatieren. Die Wand und somit auch die Media der von der Gliedmassenspitze dorsalwärts aufsteigenden Venen hingegen ist ziemlich stark und besitzt viel Muskelzellen, was ohne weiteres aus der Physiologie des Blutdruckes zu erklären ist. Es lässt sich mithin der Satz aufstellen, dass bei der Schultergliedmasse die Muskulatur der Media in den Venen in distaler Richtung zunimmt. Am ausgesprochensten finden wir dies Verhältnis beim Pferd, Esel und Rind.

Wie bereits erwähnt, ist uns beim Pferde noch eine Eigentümlichkeit aufgefallen, deren Bedeutung uns zwar nicht klar ist, die wir aber doch nicht verschweigen wollen. In der V. digitalis volaris lateralis des Pferdes konnten wir nämlich zwei längsverlaufende Leisten beobachten und an Serienschnitten genau verfolgen. Diese zwei Leisten lagen sich gegenüber, hatten eine beträchtliche Stärke und waren mindestens so stark wie die Media der Vene, die hier schon kräftig entwickelt

ist. Auf Querschnitten ragten diese Leisten in Form von Halbkreisen in das Lumen hinein. In denselben befanden sich nach dem Lumen zu zirkulärverlaufende, nach aussen längsverlaufende Muskelzellen.

Trotz eingehendster und wiederholter Untersuchungen haben wir ein derartiges Auftreten von Längsleisten nie wieder, weder in anderen Venen des Pferdes, noch bei anderen Tiergattungen finden können. Da nach Beschaffenheit und Anordnung dieser Leisten an eine pathologische Neubildung kaum gedacht werden kann, so möchten wir diese Leisten als eine Variation der Höcker oder Leisten auffassen, welche Eberth (1) in Strickers Lehrbuch mit folgenden Worten beschreibt: „Die intermediäre Lage erscheint in der V. iliaca und nimmt von hier nach abwärts bedeutend zu, um in der V. poplitaea ihre grösste Mächtigkeit zu erreichen. Hier bildet diese Haut auch oft Verdickungen, die schon mit freiem Auge als kleine Höcker oder Querleisten sichtbar sind.“

Den Klappenapparat der Venen haben wir ebenfalls beachtet und unser Augenmerk besonders auf die Tatsache gerichtet, ob in den Klappen muskulöse Elemente vorkommen oder nicht, weil die Ansichten über das Auftreten von Muskelzellen in Venenklappen sehr geteilte sind.

Die einen Autoren behaupten bekanntlich, dass Muskelzellen in den Klappen vorhanden sind, andere wieder, hierunter Eberth (1), dass sie vollkommen fehlen. Unsere Befunde zeigen, dass beide Behauptungen richtig sein können. Es hat sich nämlich ergeben, dass die Klappen der Venen in dem distalen Teil der Gliedmasse Muskelzellen enthalten, dass sie hingegen in den Venen im proximalen Teil der Gliedmasse und vor allem in den absteigenden Venen (V. subscapularis u. a.) keine Muskelfasern besitzen. — Es macht fast den Eindruck, als ob mit den von oben nach unten zunehmenden Gehalt der Media an Muskelzellen das Auftreten derselben in den Venenklappen in Zusammenhang stünde und zwar derart, dass die Klappen im oberen Teil der Gliedmasse gar keine, im mittleren Teil nur vereinzelte und im unteren Ende ziemlich viel Muskelzellen besitzen, ein Befund der am deutlichsten beim Pferde hervortritt.

III. Für das arterielle Gefässsystem einer jeden der untersuchten Tierarten haben unsere Untersuchungen folgende Besonderheiten ergeben:

Pferd (s. Fig. 1, 3, 6 u. 7).

1. In den Arterien des proximalen Teiles der Schultergliedmasse ist die Körnchenschicht der Intima mehrschichtig (bis 5 Reihen) und wird allmählich schwächer, im distalen Teil wird sie schliesslich einschichtig, äusserst dünn und verschwindet in der A. digitalis communis.
2. In der Intima, namentlich der A. axillaris und A. brachialis, kommen vereinzelte, längsverlaufende Muskelzellen vor, die bei Gefässabzweigungen noch zahlreicher auftreten.
3. Die Tunica elastica interna ist in den grossen Arterien des proximalen Teiles der Gliedmasse nicht ausgebildet; sie tritt erst gegen den distalen Teil in den Blutgefässen hervor und zwar um so deutlicher, je mehr die Körnchenschicht der Intima verschwindet; ist dies geschehen, dann erreicht die Tunica elastica interna eine bedeutende Stärke.
4. Nach dem Gehalt an elastischen Fasern in der Media, der Hauptschicht der Arterienwand, lassen sich die Arterien der Schultergliedmasse in zwei Gruppen einteilen:
   a) sowohl die Hauptarterien, wie auch die Abzweigungen derselben im proximalen Teile der Gliedmasse bis ungefähr zum Ellbogengelenk besitzen ziemlich viel zirkulär verlaufende, elastische Fasern,
   b) die des distalen Teiles höchstens noch vereinzelte oder meist nur ein Netzwerk von äusserst feinen, elastischen Fäserchen.
5. Dementsprechend enthält die Media in den Arterien des proximalen Teiles der Gliedmasse im Verhältnis weniger, die des distalen Teiles bedeutend mehr Muskelzellen.
6. Die Abnahme der elastischen Fasern der Media erfolgt in der A. brachialis nicht gleichmässig; wir sahen vielmehr, dass dieselbe nach Abzweigung grösserer Gefässe, insbesondere der A. circumflexa humeri anterior und A. profunda brachii, plötzlich vor sich ging.
7. Mit der Abnahme der elastischen Fasern in der Media geht gleichzeitig eine Zunahme der elastischen Fasern in der

Adventitia einher; die Fasern in der Adventitia sind jedoch längsverlaufend.

8. In der Adventitia befinden sich Muskelzellen, die sich auch zu Bündeln gruppieren können und die verschiedensten Richtungen haben.
9. Die Adventitia ist in Bezug auf ihre Stärke und dementsprechend den Gehalt an elastischen Fasern mancherlei Schwankungen unterworfen (s. im übrigen unter 7).
10. Eine Tunica elastica externa ist beim Pferde nicht zu finden gewesen.
11. In der A. subscapularis sowohl, wie auch in den von ihr abgehenden Gefässen, namentlich in den mehr in die Höhe steigenden Ästen, sind die elastischen Fasern der Media derart verteilt, dass sie eine innere, engfaserige und eine äussere, weitfaserige Hälfte bilden.
12. Die Hauptmuskulatur der Media besteht in der A. axillaris, der Anfangshälfte der A. brachialis und der A. mediana mit samt deren Ästen aus zirkulärverlaufenden Fasern, zwischen denen sich höchstens einzelne längs- und schrägverlaufende Fasern befinden. Anders gestalten sich die Verhältnisse in der A. subscapularis und in der zweiten Hälfte der A. brachialis.
13. In der A. subscapularis und im Anfangsteil der von letzterer abzweigenden Äste hat die Hauptmuskulatur der Media nämlich eine schräge Richtung und zwar so, dass die einzelnen Bündel, die mehr oder weniger mit einander verschmelzen, spiralig verlaufen und sich ungefähr unter einem Winkel von 80°—90° kreuzen.

    In der zweiten Hälfte der A. brachialis und namentlich im distalen Drittel derselben, also nach der Stelle hin, wo die A. brachialis medial über das Ellbogengelenk verläuft, treten in der Media relativ sehr viele longitudinale Muskelzellen auf. Auch im inneren Teil der Media der A. mediana treten an mehreren Stellen (und zwar, wie es scheint, mit Vorliebe in der Nähe von Gelenken) längsverlaufende Muskelzellen auf.
14. Die A. profunda brachii und noch mehr die A. circumflexa humeri anterior haben eine ungleich starke Wand, welche durch eine verschiedene

Stärke lediglich der Media bedingt wird, sodass an manchen Stellen die Media zwei-, ja dreimal so stark wie an anderen ist. Dies wird dadurch bedingt, dass die Arterien auf Knochen oder zwischen Muskeln verlaufen, die durch den Druck, den sie auf die Arterie ausüben, dieselbe in ihrer Kontraktion unterstützen. Die dünnen Wandstellen sind nun immer diejenigen, welche dem Knochen anliegen, oder so in Muskeln liegen, dass sie bei der Kontraktion der letzteren direkt getroffen werden, während diejenigen Wandstellen, welche einem Gegendruck durch Knochen oder Muskeln nicht ausgesetzt sind, um so stärker erscheinen. An den dünnen Wandstellen ist die Media auffallend reich an elastischen Fasern.

Es lässt sich vermuten, dass die Muskeln sowohl durch ihre Kontraktion, als auch schon durch den Druck, den sie in der Ruhe auf das Gefäss ausüben, gewissermassen die Arterie in ihrer Arbeit unterstützen. Infolgedessen braucht an dieser Stelle die kontraktile Substanz der Media nicht so stark zu sein, während sie vielleicht an den beiden anderen Seiten dafür hypertrophiert. Es ist auch die Möglichkeit vorhanden, dass der konstante Druck der beiden Muskelportionen eine Druckatrophie der beiden Arterienwände veranlasst, wie es ebenso der Knochen tun wird, dem die Arterie direkt anliegt.

15. Ähnliche Unterschiede in der Dicke der Wand sind, wenn auch meist in viel geringerem Grade, an anderen Arterien der Schultergliedmasse nachweisbar, wenn letztere entweder direkt einem Knochen aufliegen (z. B. die A. interossea) oder durch Muskeln verlaufen.

Esel.

1. Die Körnchenschicht der Intima ist mehrschichtig. Die Körnchen (Querschnitte der längsverlaufenden, elastischen Fasern) liegen aber ungemein eng aneinander.
2. Die Körnchenschicht wird in der A. brachialis allmählich einreihig und verschwindet am Ende der A. mediana, sodass sie in der A. digitalis communis fehlt. In der Intima kommen vereinzelt glatte Muskelzellen vor.
3. Die elastischen Fasern der Media lassen sich von der A. axillaris bis zur A. digitalis communis in ziemlich gleichbleibender Stärke, aber in abnehmender Zahl ver-

folgen, sodass sie selbst in der A. digitalis communis als zusammenhängende Fasern noch deutlich zu erkennen sind.

4. Demnach kann man die Arterien der Schultergliedmasse vom Esel nicht wie beim Pferd in zwei Gruppen teilen.
5. In der A. axillaris treten in der Media gegen die Adventitia zu sehr viele longitudinale Muskelzellen auf, die gewissermassen einen Ring oder Röhre um die zirkulär verlaufenden bilden.
6. Im Gegensatz zum Pferd, bei dem in der A. brachialis die Abnahme der elastischen Fasern der Media diese gleichmässig betraf, erfolgt die Abnahme beim Esel vom Rande her, indem die elastischen Fasern der Media erst im äusseren Drittel, dann in der äusseren Hälfte derselben schwinden.
7. Die Hauptmuskulatur der Media der A. subscapularis besteht aus zirkulärverlaufenden Zellen, während die schrägverlaufenden in der Minderzahl vorhanden sind und mehr nach der Adventitia zu liegen, wo sie sich zu Bündeln vereinigen.
8. Die verschiedenartige Anordnung der elastischen Fasern der Media in der A. subscapularis ist viel weniger als beim Pferde ausgeprägt.

Rind (s. Fig. 2).

1. Der Hauptunterschied zwischen der A. axillaris des Rindes und der des Pferdes besteht darin, dass beim Rinde die elastischen Fasern und das Bindegewebe der Media vermindert, dafür die Muskelfasern derselben vermehrt sind und dass die Adventitia sehr stark entwickelt ist (Fig. 1 und 2).
2. Die Körnchenschicht (und somit auch die Intima) ist bedeutend stärker als beim Pferde. Vor allem erhält sie sich in den Hauptarterien und auch in den Abzweigungen viel länger, sodass man sie bis zur A. digitalis communis verfolgen kann. Es schien uns ausserdem, als ob die Körnchenschicht, namentlich den Gefässabzweigungen gegenüber, eine grössere Stärke besitze.
3. Die Intima besitzt verhältnismässig viel Muskelzellen, die meist longitudinal angeordnet sind.

4. Neben der Körnchenschicht tritt in der A. subscapularis, brachialis und in dem Anfangsteile der A. mediana eine Tunica elastica interna auf (cf. Pferd, Punkt 3).
5. In der Media der A. axillaris, die relativ schwächer als beim Pferde ist, sind auch weniger elastische Fasern als bei diesem vorhanden. Dieselben bilden sowohl in der A. axillaris, wie auch in der A. brachialis und dem Anfangsteil der A. subscapularis einen inneren, weitfaserigen und einen äusseren, engfaserigen Teil, welch' letzterer im Verlauf des Gefässes allmählich schwindet.
6. Die elastischen Fasern der Media erhalten sich in den Hauptarterien bis zum Ende der A. mediana, also länger als beim Pferd.
7. Die äusserst feinen, elastischen Fäserchen der Media verschwinden von der A. mediana anfangend bis zur A. ulnaris und A. radialis und nehmen gegen das Ende genannter Arterien wieder zu, sodass sie in der A. digitalis communis wieder ziemlich zahlreich zu finden sind.
8. In diesen Arterien sind die vasa vasorum sehr stark entwickelt.
9. Die Media der A. axillaris besitzt im Verhältnis zum Pferd bedeutend mehr Muskulatur; namentlich im äusseren Drittel treten die Muskelzellen sehr eng zusammen, ohne durch elastische Fasern und Bindegewebe von einander getrennt zu sein (Fig. 2).
10. Die Tunica elastica externa fehlt zwar beim Rinde auch, wird jedoch, besonders in der A. subscapularis, dadurch ersetzt, dass die elastischen, längsverlaufenden Fasern der Adventitia ganz eng zusammentreten, indem sie nur durch sehr wenig Bindegewebe von einander getrennt sind, und so gewissermassen einen enggefügten Ring oder Röhre um die Media bilden.
11. Die Adventitia ist hauptsächlich im proximalen Teil der Gliedmasse (A. axillaris) viel stärker als die des Pferdes und besitzt infolgedessen weit mehr längsverlaufende, elastische Fasern; sie kann so stark werden, dass sie die Media um das doppelte an Breite übertrifft. Es befinden sich in ihr ausserdem bei vielen kleineren Gefässen (A. thoracicodorsalis,

A. circumflexa humeri posterior u. s. w.) noch zahlreiche elastische Fasern, während diese in der Media bereits verschwunden sind.

12. Auch beim Rinde konnten wir die Tatsache beobachten, dass je mehr in den grossen Gefässen die elastischen Fasern der Media an Zahl und Stärke abnehmen, um so zahlreicher sie in der Adventitia werden.
13. In der Adventitia und besonders in dem der Media benachbarten Teile derselben kommen oft grosse Bündel glatter Muskelzellen vor.
14. Die A. subscapularis hat nur wenig schrägverlaufende Muskelzellen. Auch zeigen die elastischen Fasern der Media nicht die Anordnung wie beim Pferde.
15. Eine Veränderung im Bau der Arterien nach Abgabe grösserer Gefässe war zwar vorhanden, aber nicht so deutlich, wie beim Pferde (s. Pferd, Punkt 6), sodass die Abnahme der elastischen Fasern der Media (insbesondere der A. brachialis) nicht so plötzlich vor sich geht als beim Pferde.
16. Ähnlich wie beim Pferde findet man auch bei der A. circumflexa humeri anterior und profunda brachii des Rindes eine ungleiche Stärke der Wand, an der ebenfalls nur die Media beteiligt ist (s. Pferd, Punkt 14 u. 15).

Kalb.

In der Adventitia sämtlicher Arterien kommen relativ sehr viele Bindegewebszellen vor; in der Media der A. ulnaris, radialis und digitalis communis kommen bedeutend mehr feine elastische Fäserchen vor als in den entsprechenden Gefässen des Rindes, sonst gestalten sich die Verhältnisse wie beim Rinde.

Schaf.

Das arterielle Blutgefässsystem des Schafes hat grosse Ähnlichkeit mit dem des Rindes; nur folgende Abweigungen konnten wir konstatieren.

1. Die Körnchenschicht der Intima ist in der A. subscapularis nur einreihig
2. In der A. brachialis verschwindet die Körnchenschicht und ist von hier ab nirgends mehr nachweisbar.
3. Die Muskulatur in der A. axillaris wird im äusseren Drittel der Media spärlicher, d. h die Muskelzellen sind reichlich mit Bindegewebe durchsetzt. (cf. Punkt 9, vom Rind.)

4. In den Ästen der A. brachialis, noch deutlicher in der A. radialis und A ulnaris tritt eine Tunica elastica externa auf.
5. In der A. subscapularis kommen im Verhältnis zu der des Rindes viele schräg- und längsverlaufende Muskelzellen vor.

Schwein.

1. Die Körnchenschicht der Intima ist so gut wie gar nicht vorhanden. selbst nicht in der A. axillaris.
2. Die Tunica elastica interna ist schon in der A. axillaris sehr gut entwickelt und erhält sich durch alle Arterien hindurch.
3. Die elastischen Fasern der Media sind stärker als bei den anderen untersuchten Tieren.
4. Sie verschwinden im Verlauf der Hauptarterien vom äusseren Rande der Media her, ähnlich wie beim Esel
5. Die Tunica elastica externa fehlt meist oder ist nur sehr dünn.
6. Sehr auffallend ist die Verteilung der Muskelzellen in der Media der A. brachialis infolge der Anordnung der elastischen Fasern. In der äusseren Hälfte der Media sind wenigstens 4—5 mal so viel Muskelzellen als in der inneren Hälfte vorhanden.
7. Die A. subscapularis, die sehr viele elastische Fasern in der Media enthält, weist nur wenig schrägverlaufende Muskelzellen auf.
8. An der A. interossea communis kann man deutlich eine verschiedene Stärke der Media beobachten.

Hund.

1. In der Intima fehlen die längsverlaufenden, elastischen Fasern (Körnschenschicht) gänzlich. Dafür ist
2. die Tunica elastica interna schon in der A. axillaris stark entwickelt; sie zieht sich durch das ganze Gefässgebiet hindurch.
3. Die Zahl der elastischen Fasern der Media in der A. axillaris und A. subscapularis ist mancherlei Schwankungen je nach der Rasse und Grösse des Hundes unterworfen, ohne dass eine feste Regel sich aufstellen liess.

4. Die Media zeigt, von der A. axillaris anfangend, im Verlauf der A. subscapularis und A. brachialis eine immer breiter werdende, nach aussen liegende Zone, die keine starken, elastischen Fasern, sondern nur ein Netzwerk feinster, elastischer Fäserchen besitzt, sodass man an der Media, ähnlich wie in der A. subscapularis des Pferdes, einen inneren, engfaserigen und einen äusseren, weitfaserigen Teil unterscheiden kann, nur dass der letztere eben nicht aus starken Fasern besteht, sondern ein Netzwerk feiner Fäserchen bildet. Die im inneren Drittel der Media auftretenden, zirkulärverlaufenden, elastischen Fasern lassen sich bis in den distalen Teil der Gliedmasse verfolgen.
5. Die bei anderen Tieren garnicht oder nur andeutungsweise vorhandene Tunica elastica externa ist in allen grösseren Arterien der Schultergliedmasse deutlich und stark ausgebildet.
6. Die A. subscapularis besitzt schrägverlaufende Muskelfasern in mässiger Zahl.
7. Übereinstimmung in mässigem Grade mit Punkt 14 vom Pferde.

Litteraturangaben.

1. Eberth: Im Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere von Stricker.
1a. Ebner: In Köllickers Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 6. Aufl., III. Bd.
2. Gimbert: Mémoire sur la structure et sur la texture des artères. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie per Ch. Robin, 1865.
3. Grünstein: Über den Bau der grösseren menschlichen Arterien in verschiedenen Alterstufen. Archiv für mikrosk. Anatomie, XLVII. Bd., 3
4. Hansen: Anatomischer Anzeiger, XV. Bd.
5. Henle: Allgemeine Anatomie.
6. His: Die Häute und Höhlen des Körpers.
7. Kölliker: Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 5. Aufl.
8. Legros: Das Epithel der Blutgefässe. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie V, Mai et Juin 1868.
9. Mayer: Mitteilungen der zoologischen Station Neapel, II. Bd.
10. Ranvier: Dessen Handbuch.
11. Remak: Müllers Archiv, 1850.

12. Schiefferdecker: Bau der Wandung der Blutgefässe. Sitzungsbericht der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur und Heilkunde, 1896.
13. Sussdorf: Vergleichende Histologie der Haussäugetiere von Ellenberger, 1887.
14. Szymonowicz: Lehrbuch der Histologie und mikroskopischen Anatomie. Lemberg 1901.
15. Unna: Monatshefte für praktische Dermatologie. XII. Bd.
16. Weigert: Centralblatt für allgemeine Pathologie, IX. Bd.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel II.

Fig. 1. Querschnitt der A. axillaris vom Pferd.
„ 2. „ „ „ „ „ Rind.
„ 3. „ „ „ digitalis communis vom Pferd.
„ 4. „ „ V. axillaris vom Pferd.
„ 5. „ „ „ digitalis communis vom Pferd.
„ 6. „ „ A. subscapularis vom Pferd.
„ 7. Schrägschnitt „ „ „ „ „

In den Figuren bedeuten:

Gelb = Elastische Fasern.
Grau = Bindegewebe (Bindegewebskerne sind der besseren Übersicht wegen nicht gezeichnet).
Hellrot = Glatte Muskelzellen, mit dunkelrot = Muskelkerne.
Schwarz = Endothelien der Arterien, Venen und vasa vasorum.

a) Intima in Fig. 1 und 2 mit Körnchenschicht.
a[1]) Tunica elastica interna.
b) Media.
c) Adventitia.

Fig. 6 und 7 sind mikrophotographische Aufnahmen der entsprechenden Präparate.

(Aus dem Anatomischen Laboratorium der Johns Hopkins Universität.)

Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien.[1]

Von

Ross Granville Harrison.

Johns Hopkins Universität, Baltimore, Ver. Staaten.

Hierzu Taf. III, IV u. V und 35 Textfiguren.

Inhaltsübersicht.

[1] Ein Vortrag über die vorliegenden Experimente wurde am 31. Dezember 1901 auf der Versammlung der „American Morphological Society" in Chicago gehalten.

I. Einleitung.

Seitdem Leydig (1850) zuerst die Seitenlinie der Fische in ihrer wahren Natur als ein System von Sinnesorganen aufgefasst hat, sind unsere Kenntnisse darüber von vielen Seiten bereichert worden. Die bisher erschienenen Arbeiten über die Entwicklungsgeschichte dieser Organe sind aber rein morphologisch; die Erforschung der Physiologie ihrer Entwicklung ist bis jetzt nicht versucht worden. Die vorliegende Untersuchung geht demgemäss von einem neuen Standpunkt aus, indem sie ein Bestreben darstellt, die verschiedenen inneren Einflüsse experimentell zu analysieren, die bei der Entwicklung der Seitenorgane eine Rolle spielen.

Mein Interesse wurde zuerst auf diese Frage durch gewisse Beobachtungen gelenkt, die ich an den nach dem Born'schen Verfahren zusammengesetzten Froschembryonen machte. Wenn nämlich der Kopfteil des fast schwarzen Embryo von Rana sylvatica mit dem Schwanzteil des hellbraunen Embryo von R. palustris zu einem Exemplare normaler Form vereinigt wird (Fig. 1), so erscheint nach einiger Zeit ein feiner dunkler Strich im hellen Felde des Palustris-Hinterkörpers (Fig. 2). Dieser Strich, der sich als die stark pigmentierte Anlage der Seitenlinie herausstellt, dehnt sich allmählich nach der Schwanzspitze aus (Fig. 3) und sondert sich in eine Reihe pigmentierte Punkte, die einzelnen Seitensinnesorgane (Fig. 4), die den Sinnesorganen von normalen Sylvatica-

Embryonen vollständig gleichen. Wir haben hierin einen schlagenden Beweis für die Ansicht, dass sich die Seitenorgane des Körpers und Schwanzes aus einer Anlage entwickeln, die vom Kopf herstammt, und die die abgelegenen Körpergegenden durch Wanderung erreicht. Diese Beobachtung hat zu weiteren Versuchen angeregt, da hier ausnahmsweise viele Umstände dazu beitragen, die Ermittelung morphogenetischer Ursachen zu ermöglichen. Als günstige Faktoren sind zu nennen: erstens, die ausgedehnte Wanderung der Anlage von einem Körperende bis zum anderen; zweitens, die Möglichkeit diesen Vorgang durch die erwähnte verschiedenartige Pigmentierung der Teilstücke zusammengesetzter Embryonen am Lebenden zu verfolgen; drittens, die Leichtigkeit, womit die Froschembryonen sich zu irgend einer beliebigen Form durch Transplantation vereinigen lassen, und die dadurch gegebene Möglichkeit, die Umgebung der wachsenden Anlage zu variieren.

Um die Ergebnisse derartiger Versuche sachgemäss zu beurteilen, ist es aber erforderlich, die Einzelheiten der normalen Entwicklung zu kennen. Da die Angaben der früheren Forscher, namentlich in betreff der Entwicklung des Seitennerven und der Beziehungen zwischen dem Nerven und der Anlage der Sinnesorgane etwas von einander abweichen, so ist es hier nötig, die normale Entwicklung nachzuprüfen, ehe die Experimente beschrieben werden. Diese erneute Untersuchung führt zu einer anderen Auffassung der Entwicklung des Seitennervens als der bisher vertretenen, indem sie im Einklang mit der Lehre von His (86) zeigt, dass die Nervenfasern als Ausläufer der Vagusganglienzellen entstehen.

Der erste Abschnitt der vorliegenden Abhandlung enthält somit eine Beschreibung der Entwicklung der Seitenlinie, wie sie nach der Untersuchung einer Reihe normaler Embryonen zu geben ist. Im zweiten oder experimentellen Teil der Arbeit findet sich zunächst ein Bericht über die angewendeten Methoden, und da die Versuche zu einem grossen Teil davon abhängen, so werden auch die Farbenunterschiede der Embryonen der verschiedenen Froscharten ausführlich beschrieben. Die Versuche selber sind in zwei Kategorien einzuteilen. Zur ersten gehört allein der Grundversuch, der die Art und Weise der normalen Entwicklung der Seitenorgane darstellt. Die analytischen Versuche gehören in die zweite Kategorie hinein.

II. Die normale Entwicklung der Seitenorgane und die Histogenese des r. lateralis vagi.

Die vom Vagus innervierten Seitenorgane des Rumpfes bezw. Schwanzes sind bekanntlich bei der Kaulquappe in drei Reihen geordnet, die von der Ohrgegend ihren Ausgang nehmen. Die Hauptreihe verläuft an der Seite der Körperachse, zunächst auf dem Niveau der Chorda dorsalis, aber im distalen Teil des Schwanzes an der dorsalen Myotomkante bis zur Spitze der Schwanzachse. Die in der Rückenflosse befindliche dorsale Reihe erstreckt sich etwas über die Hälfte hinaus bis zur Schwanzspitze[1]). Die ventrale Reihe verläuft in einer gebogenen Linie über den Bauch bis in die Nähe des Afters hin.

Auf die Ähnlichkeit in der Anordnung, sowie im Aufbau der betreffenden Sinnesorgane der Amphibien resp. Amphibienlarven mit den Seitenorganen der Fische hat zuerst F. E. Schultze (61) hingewiesen. Dieser Forscher zeigte hier und in einer späteren Arbeit (70), dass die hügelförmigen Sinnesorgane der im Wasser wohnenden Amphibien bezw. Amphibienlarven aus haartragenden Sinneszellen bestehen, die die Mitte des Organs bilden und die von meilerartig geordneten Umhüllungszellen umgeben sind. Markhaltige Nerverfasern wurden von Schultze bis in die Sinnesorgane hinein verfolgt. Die genaue Endigungsweise der Nerven bei den Amphibien bleibt aber noch unbekannt; sie ist noch nicht mit Hülfe der neueren neurologischen Methoden untersucht worden. Peabody (97) und Retzius (98) haben jedoch mittelst Methylenblaufärbung nachgewiesen, dass in den Lorenzini'schen Ampullen der Selachier die Nervenfasern frei mit Endknöpfchen an den Sinneszellen endigen. Wie diese Autoren hervorheben, ist es von prinzipieller Bedeutung, dass keine neuro-epithelialen Sinneszellen, wie die in der Riechschleimhaut vorkommenden, vorhanden sind.

Über die Entwicklung der Seitenlinie sind die Angaben zahlreich, aber meist nebensächlich bei allgemeineren Erörterungen

[1]) Malbranc lässt die dorsale Reihe bei Bombinator und Rana auch bis zur Schwanzspitze verlaufen (siehe Fig. 22 u. 25 seiner Abhandlung in Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 26). Ich habe grosse Larven von R. palustris und R. sylvatica daraufhin untersucht und finde, dass es bei diesen Arten nicht zutrifft.

über die Morphologie des Wirbeltierkopfes behandelt. Dank der umfangreichen Arbeiten von Allis (89) und Clapp (98) haben wir genaue Kenntnisse der Entwicklung und der Anordnung des Seitenkanalsystems bei Amia und Batrachus. Dohrn (91 und 01) Raffaele (00) haben der Histogenese der die Seitenorgane innervierenden Nerven besondere Aufmerksamkeit gewidmet, gelangen aber zu Schlüssen, die ich auf Grund der vorliegenden Untersuchung nicht bestätigen kann.

In der jetzigen Beschreibung ist es beabsichtigt, allein auf die Entwicklung der Hauptreihe der Rumpfseitenorgane einzugehen, da der experimentelle Teil sich fast ausschliesslich darauf bezieht, und da auch keine wesentlichen Unterschiede in der Entwicklung der Nebenreihen bestehen. Zum Zweck der Untersuchung wurden Serienschnitte durch Embryonen der drei zum Experimentieren benutzten Froscharten gebraucht. Unter diesen drei Arten Embryonen bestehen zwar gewisse Unterschiede in Form, Grösse, Pigmentierung und Schnelligkeit der Entwicklung. Sonst verhalten sie sich gleich in Bezug auf die Entwicklung der Seitenlinie. Auch wurden einige Entwicklungsstadien von Amblystoma punctatum untersucht. Hier treten die Verhältnisse zwischen Ganglion, Nerv und Sinnesorgananlagen äusserst klar hervor; demgemäss eignet sich dieses Material vorzüglich, die Befunde beim Froschembryo in ein klares Licht zu stellen.

Besondere Aufmerksamkeit wird im Folgenden auf die Beziehungen zwischen dem Vagusganglion und der Sinnesorgananlage zur Zeit des ersten Auftretens der Nervenfasern und auf die Histogenese des Seitennerven, sowie auf das Auswachsen der Anlage und die Sonderung der einzelnen Sinnesorgane gelenkt. Andere Verhältnisse, die sonst mit der Differenzierung der Kopfganglien bezw. Sinnesorgane innig zusammenhängen, kommen für den jetzigen Zweck weniger in Betracht. Hier handelt es sich nämlich wenig um die erste Entwicklung der Kopfganglien, d. h. um die Beziehung zwischen Ganglienstrang, Ganglien und Sinnesplatten, um die Metamerie des Kopfes, oder um die Frage nach der Quelle des Kopfmesoderms. Diese Fragen sind schon oft untersucht worden und neuerdings hat Corning (99) die ganze Sachlage bei Rana-Embryonen, unter Berücksichtigung der früheren Angaben, einer Nachprüfung unterzogen. Die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchung über die jüngeren Stadien der Entwicklung

der Ganglien bestätigen im wesentlichen die Angaben von Corning.

Die Kopfganglien gehen in der Hauptsache aus der Ganglienleiste hervor. Eine Reihe Zellhaufen wächst nämlich ventralwärts vom Ganglienstrang aus, und diese erstrecken sich bald tief in die Schlundbogen hinein. Dorsal vom Kiemendarm findet sich in der Grundschicht der Epidermis eine Reihe Verdickungen, die Sinnesplatten, die mit den Ganglienanlagen alternieren (Fig. 9). Die Hautverdickung (sl), die später die Seitenorgane des Rumpfes bildet, liegt kaudalwärts vom letzten Ganglionhaufen, dem Vagus. Das Ganglion und die Anlage der Sinnesorgane sind dicht aneinander gelagert, ihre Zellen sind noch undifferenziert und undeutlich abgegrenzt. Ausserdem ist die vermutliche Grenze zwischen den beiden Anlagen keine ebene, sondern eine gebogene. Man gewinnt deshalb aus Schnittpräparaten wegen der schrägen Schittführung oft den Eindruck, als wenn die zwei Anlagen eine wären. Es finden sich trotzdem keine beweisführenden Erscheinungen, die für eine Abgabe von Zellen seitens der Sinnesorgananlage zum Ganglion sprechen. Ohne den Zweck der vorliegenden Untersuchung zu beeinträchtigen, kann diese Frage jedoch unentschieden gelassen werden, denn eins ist wenigstens sicher, nämlich, dass wenn die Vagusplatte bei den Amphibien wirklich zum Aufbau des Ganglions Beiträge liefert, dies nur in den frühen Entwicklungsstadien geschieht, und nicht während des ganzen Entwicklungsganges der Seitenlinie. Die scheinbare Verschmelzung von Ganglion und Sinnesplatte wird aufgehoben, ehe die Seitenlinie anfängt auszuwachsen und ehe Gewebsdifferenzierungen auftreten. Die Beschreibung der einzelnen Stadien kann somit mit einem Stadium anfangen, wo die Sinnesplatte und das Ganglion abgegrenzt sind, wo aber beide Anlagen noch keine Differenzierungen in ihrem Gewebe aufweisen. Ein solches Stadium ist etwas jünger als das für die Transplantationsversuche benutzte.

1. Beschreibung der einzelnen Stadien bei Rana.

Sylvatica-Embryo, 3,3 mm. lang. — Bei einem in Frontalschnitte zerlegten Embryo[1]) (Textfig. 1) lässt sich die

[1]) Sylvatica 4b.


Fig. 1.

Anlage des Ohres als eine deutliche Einsenkung der Hautgrundschicht erkennen. Kaudal sowohl wie oral hängt die Ohranlage mit anderen verdickten Flächen ihres Mutterbodens zusammen.

Nach dem Schwanze zu erstreckt sich die Hautverdickung bis über die orale Grenze des zweiten Myotoms. Hier an der Grenze zwischen Hinterkopf und Rumpf verengt sich die Körperbreite (Fig. 9). Die kaudalwärts vom Ohr liegende verdickte Epidermis lässt sich in zwei Felder teilen, die durch einen dünneren Teil der Hautgrundschicht zusammenhängen; das dorsale Ende des Vagusganglions (vg) liegt hier eingebettet. Auf der Höhe des ventralen Teiles der Ohrgrube ist die Sinnesplatte oder Seitenorgananlage (sl) scharf vom Ganglion abgegrenzt. Verfolgt man die Schnittserie weiter ventralwärts, so ist es dann an einigen Schnitten, die den ventralen Teil der Chorda dorsalis treffen, kaum möglich, die Grenze zwischen Ganglion und Sinnesanlage zu ziehen. Es sieht fast aus, als wenn beide kontinuierlich miteinander wären. Noch weiter ventralwärts ist die Grenze zwischen Ganglion und Epidermis wieder klar.

Untersucht man dagegen Querschnitte[1]) eines gleich entwickelten Embryo, so findet man an der obengenannten Stelle eine viel schärfere Abgrenzung zwischen den betreffenden Gebilden. Es zeigt sich auch, dass an dieser Stelle die Hautoberfläche lateralwärts biegt, um den weiten Kiemendarm zu bedecken. In den Frontalschnitten muss also die Grenze zwischen dem Ganglion und der Hautplatte schräg getroffen sein, was wohl die Erklärung der scheinbaren Verschmelzung gibt.

Weder die Seitenorgananlage noch das Ganglion weist bestimmte Gewebsdifferenzierungen auf. Die Ganglienzellen sind dicht zusammengehäuft und haben, soweit ihre Grenzen zu erkennen sind, eine rundliche oder polyedrische Gestalt. Sie sind von den umgebenden Mesenchymzellen dadurch zu unterscheiden, dass die darin enthaltenen Dotterkügelchen kleiner sind. Ausserdem sind die Ganglienzellen stärker pigmentiert.

Sylvatica-Embryo, 4 mm. Querschnittserie[2]). — Dieser Embyo befindet sich in dem für die Verwachsungsversuche

[1]) Sylvatica 4a.
[2]) Sylvatica 5a.

benützte Stadium (Textfig. 2). Die Schwanzknospe ist deutlich. Die Ohranlage ist noch nicht zu einer Blase geschlossen, sondern sie hängt noch ventral mit der Hautgrundschicht zusammen. Dagegen ist sie im dorsalen Teil schon getrennt und der Ductus endolymphaticus ist angelegt. Es gibt noch keine Nervenfasern im ganzen Embryo. In Trigeminusganglion jedoch finden sich einige Zellen, die deutlich bipolar sind.


Fig. 2.

Das Vagusganglion nimmt dieselbe Lage ein wie zuvor (Fig. 10). Es lassen sich aber jetzt zwei verschiedene Teile davon erkennen. Der dorso-laterale Teil (lg) liegt auf dem Niveau der Chorda dorsalis und der dorsalen Darmwand, dicht an die Epidermis gedrängt und nimmt eine Stellung zwischen den beiden hinter dem Ohr liegenden Hautverdickungen ein. Der Hauptteil vom Ganglion erstreckt sich ventralwärts bis tief in die Kiemendarmwandung hinein. Die Anlage der Sinnesorgane der Seitenlinie hat sich in keiner sichtbaren Weise verändert.

Sylvatica-Embryo, 4,1 mm[1]). Frontalschnittserie. — Dieser Embryo ist nur wenig älter als der vorige. Die Schwanzknospe ist etwas ausgeprägter und im Nervensystem haben schon wichtige Differenzierungen stattgefunden. Deutliche Nervenfasern finden sich im r. opthalmicus superficialis. Im Vorderrumpf sind einige Fasern aus den Rohon'schen Hinterzellen sowie einige motorischen Fasern der Spinalnerven hervorgewachsen.

Die Lage des Vagusganglions und der Epidermisverdickung hat sich kaum verändert. Doch ist das direkt unter der Haut liegende Gewebe etwas aufgelockert, was eine etwas deutlichere Abgrenzung zwischen Ganglion und Sinnesorgananlage hervorbringt. Die Zellen des Ganglions weisen gewisse Differenzierungserscheinungen auf. Das Zellprotoplasma färbt sich intensiv mit Kongo-Rot; die Kerne färben sich etwas blasser und enthalten deutliche runde Kernkörperchen. Eigentliche Nervenfasern sind im Vagus kaum noch vorhanden; wenn jedoch die Schnittserie weiter dorsalwärts verfolgt wird, so ist es klar, dass einige Ganglienzellen sich in dieser Richtung zuspitzen, um die Wurzel-

[1]) Sylvatica 5b.

fasern zu bilden. Bei einigen wenigen Ganglienzellen, und zwar im Ganglion der rechten Körperseite, sind periphere, d. h. nach der Hautverdickung zu, gerichtete Fortsätze vorhanden. Eine Zelle z. B. entsendet einen kurzen, dicken Fortsatz, der sich pseudopodienartig verästelt, indem er die kleine Spalte überbrückt, die zwischen Ganglion und der Hautverdickung liegt. Die Verästelung des Ganglienzellenfortsatzes erreicht demgemäss die innere proximale Fläche der Sinnesorgananlage.

Die Sinnesorgananlage selbst erstreckt sich noch erst bis zur proximalen Hälfte des zweiten Myotoms. Die tieferen Zellen derselben sind jetzt säulenartig angeordnet, die oberflächlicheren dagegen sind unregelmässiger. Die ganze Anlage hebt sich recht deutlich von der Deckschicht der Haut, und kaudalwärts auch von dem unverdickten Teil der Grundschicht ab.

Ähnliche Verhältnisse finden sich bei einem 3 mm langen Virescens-Embryo[1]).

Palustris-Embryo, 3,5 mm[2]). Frontalschnittserie. — In Bezug auf die Differenzierungen der Fasern im Vagusgebiet ist dieser Embryo etwas weiter entwickelt als der soeben beschriebene. Die Anlage der Seitenorgane erstreckt sich bis zur Mitte des zweiten Myotoms. Die von den Ganglienzellen entsandten Nervenfasern, die den Anfang des Seitennerven bilden, sind deutlich, da sie sich sehr intensiv mit dem Kongo-Rot färben. Es ist auch klar, dass dieselben nicht nur die enge Spalte zwischen Ganglion und Seitenorgananlage überbrücken, sondern dass sie sich in die Substanz der letzteren, nahe zur inneren Grenze derselben, eindrängen.


Fig. 3.

Palustris-Embryo, 4 mm[3]). Frontalschnittserie. — Die Ohranlage ist bei diesem Embryo (Textfig. 3) zu einer vollständigen Blase abgeschlossen, hängt aber noch mittelst eines dünnen Verbindungsstranges mit der Hautgrundschicht zusammen. Die Anlage der Sinnesorgane erstreckt sich jetzt dorsokaudalwärts bis zum Anfang des dritten Myotoms. Das dorsale

---

[1]) Virescens 5b.
[2]) Palustris 5b.
[3]) Palustris 6b.

Vagusganglion hat seine Lage nicht geändert, tritt aber wegen der vorgeschrittenen Differenzierung seiner Zellen deutlich hervor. Nervenfasern. Fortsätze von Ganglienzellen (Fig. 11, gz) lassen sich an mehreren Schnitten bis in die Sinnesorgananlage hinein verfolgen, wo sie nahe an der Basalmembran endigen. Wegen des schräg nach oben gerichteten Verlaufs der Sinnesplatte und der Nervenfasern ist ihre ganze Ausdehnung nicht in dem abgebildeten Schnitt zu verfolgen.

Dieses Stadium ist insofern wichtig, als es die Wanderung von gewissen Zellen aus dem Ganglion in den Seitennerven einleitet. Der Vorgang zeigt sich in diesem Embryo besonders deutlich, indem durch die Einwirkung der Konservierungsflüssigkeiten die Haut nebst der Seitenorgananlage von den darunter liegenden Gebilden etwas abgehoben ist. Die Nervenfasern des Seitenasts überbrücken nämlich diesen kleinen künstlichen Spaltraum, um die Sinnesorgananlagen zu erreichen, und hier finden sich Zellen, die sich den Nervenfasern fest anschmiegen. Auch schon innerhalb der innersten Schicht der Sinnesorgananlage, wo, wie schon beschrieben, die Zellen säulenartig geordnet sind, finden sich zwei oder drei spindelartige Zellen, deren Achse senkrecht zu der der Säulenzellen liegt. Diese Zellen, die die ersten Zellen der Schwann'schen Scheide des Nervens darstellen, stammen am wahrscheinlichsten vom Vagusganglion her, denn sie haben nicht den Habitus von Mesodermzellen und es sind keine Anzeichen vorhanden, die für die Herleitung derselben aus den regelmässig epithelartig angeordneten Zellen der Sinnesanlage sprechen.

Palustris-Embryo, 3,8 mm[1]). Sagittalschnittserie. — Dieser Embryo, obgleich etwas kleiner als der vorige, ist doch eben so weit entwickelt. Da die Fasern des Seitennerven vom Ganglion aus in einer Parasagittalebene verlaufen, so sind Sagittalschnitte besonders zur Beobachtung ihres Verlaufs geeignet. Die Ganglienzellen von Vagus spitzen sich zum grössten Teil in ventro-kaudaler Richtung zu und setzen sich in eine dünne Nervenfaser fort, die sich dann sanft dorsalwärts umbiegt, um in die Anlage der Sinnesorgane hineinzudrängen (Fig. 12). Die ventral gelegenen Ganglienzellen entsenden dagegen ihre Nervenfortsätze in fast rein horizontaler Richtung.

---

[1]) Palustris 6c.

Virescens-Embryonen, 4 mm. Sagittal- und Frontalschnitte[1]). Diese (Textfig. 4) sind etwas weiter in der Entwicklung als die soeben beschriebenen Palustris-Embryonen. Der Faserverlauf des Seitennerven lässt sich an den Sagittalschnitten wie im vorigen Fall verfolgen. Die Anlage der Sinnesorgane erstreckt sich bis zum Anfang des vierten Myotoms (Fig. 15). Im Anfang etwas dorsalwärts verlaufend, biegt sie bald in die reine Längsrichtung.



Fig. 4.

Die Frontalschnitte zeigen, wie weit die Nervenfasern sich in die Sinnesanlage gedrängt haben. Eine erreicht die distale Hälfte des zweiten Körpersegments, wo sie abgerundet endigt. An der Innenseite ist die Anlage noch von einer Membran begrenzt, die sich distalwärts in die Basalmembran der Epidermis fortsetzt. Die Nervenfasern liegen ausserhalb der Membran, d. h. im Ektoderm. Die Sinnesorgananlage besteht jetzt hauptsächlich aus rundlich polyedrischen Zellen, die, wenn auch nicht sehr klar, eine innere Schicht bilden, und aus einer äusseren Schicht von Zellen, die in der Längsrichtung des Körpers verlängerte Kerne enthalten (Fig. 15 sl). Es finden sich auch einige Scheidezellen, die der Basalmembran und den jungen Nervenfasern dicht anliegen. Ihre Kerne sind gleichfalls etwas in die Längsrichtung gezogen, sodass die Zellen sich deutlich von der tieferen Lage, den Sinneszellen, unterscheiden.

Virescens-Embryo, 5,2 mm[2]). Frontalschnitte. Bei diesem Embryo (Textfig. 5) ist die Anlage der Seitenlinie beträchtlich weiter gewachsen, indem sie auf der linken Körperseite die Mitte des 25. Myotoms erreicht und auf der rechten die distale Hälfte vom 22. Während das wachsende Ende der Anlage verdickt und nicht wesentlich anders als im vorigen Stadium erscheint, lässt der proximale Teil anfängliche Differenzierungserscheinungen erkennen, die die Sonderung der einzelnen Sinnesknospen einleiten. Dieser Teil der Anlage besteht in der Hauptsache aus rundlich-polyedrischen Zellen, die nach aussen von einer weniger vollständigen Schicht spindel-



Fig. 5.

[1]) Virescens 7b u. 7c.

[2]) Virescens 10b.

förmiger Zellen begrenzt sind. Innerhalb der Schicht rundlicher Zellen finden sich die Nervenfasern und deren Scheidezellen. Die Sinnesorgane sind dadurch angedeutet, dass die innere Schicht der Anlage stellenweise verdickt erscheint, indem die Zellen sich etwas dichter anhäufen. Diese Stellen weisen eine intensivere Pigmentierung auf und an einigen ist das Pigment in ein Klümpchen an der äusseren Spitze der Zellen gehäuft (Fig. 16). Die ganze Anlage ist noch immer von der epidermalen Deckschicht überzogen. An der äusseren Spitze des jungen Sinnesorgans, innerhalb der Hautdeckschicht findet sich ein kleines Bläschen.

Die Vagusfasern sind weit in die Seitenanlagen hineingewachsen. Einige lassen sich nämlich bis zum 21. Myotom verfolgen. In der Nähe vom Ganglion ist der Zusammenhang der Fasern mit je einer Ganglienzelle deutlich zu konstatieren. Der distale Teil der Nerven liegt, wie die Anlage der Sinnesorgane, ausserhalb der Basalmembran, durch dieselbe vom Mesoderm getrennt. Die erste Strecke vom Nerven dagegen bis in die Gegend vom fünften Myotom, liegt tiefer. Der Nerv senkt sich also ins Mesoderm. Am Nervenstrang entlang finden sich spindelförmige Scheidezellen, die oft pigmentiert sind. Sie erstrecken sich fast eben so weit distalwärts, wie die Nervenfasern selber. Über den Ursprung dieser Zellen gibt dieses Präparat keinen positiven Aufschluss. Nichts weist darauf hin, dass die Sinnesplatte die Zellen abgibt. Zwischen den epithelial angeordneten Zellen dieser Anlage und den spindelförmigen Scheidezellen gibt es keine Zwischenstadien.

Virescens-Embryo, 6,5 mm[1]). Frontalschnitte. — Die Seitenlinie erreicht bei diesem Embryo (Textfig. 6) das Ende vom segmentalen Mesoderm, das jetzt aus ca. 45 Myotomen besteht. Die ganze Anlage, mit Ausnahme des distalen Teiles, zerfällt in eine Kette von Sinnesorganen, die schon die Hauptmerkmale der ausgewachsenen Organe zeigen (Fig. 17) In der Mitte jeder Sinnesknospe liegen zwei oder drei mit grossen, runden Kernen versehene, pyramidenförmige Sinneszellen (sz). Um diese herum findet sich eine Hülle von ebenfalls nach


Fig. 6.

[1]) Virescens 12b.

aussen zugespitzten Zellen, die sich den Sinneszellen anlehnen. Beide Zellarten enthalten Pigment, das sich in der äussersten Spitze derselben anhäuft. Die stiftchenförmigen Fortsätze, die später frei von den Sinneszellen hervorragen, sind in diesem Stadium noch nicht entwickelt. Da die Hautdeckschicht durch Zurückziehen eine Unterbrechung oberhalb der Sinnesknospe erfahren hat, so liegt die äussere Seite derselben frei zu Tage und zwar in ein erkleinen Delle in der Haut. Diese Beschreibung gilt für die proximal gelegenen Sinnesorgane. Untersucht man dagegen das distale Ende der Seitenlinie, so finden sich die Sinnesknospen in den früheren Entwicklungstadien wie beim zuletzt beschriebenen Embryo. Die Zellen der inneren runden Schicht der Anlage häufen sich zusammen und rufen dadurch kleine Verdickungen hervor. Diese Zellen bilden sich dann zu Sinneszellen oder Hüllenzellen aus. Während dessen entsteht ausserhalb jeder Anhäufung ein kleines Bläschen (Fig. 16); durch das Zurückziehen der Zellen der Deckschicht bricht dieses durch und das Sinnesorgan wird freigelegt. Darüber, was aus den Zellen der Anlage wird, die zwischen den Sinnesknospen liegen, sowie was aus der äusseren spindelförmigen Schicht wird, lässt sich aus dem Präparat nicht ersehen. Am wahrscheinlichsten ist es, dass sie wieder zu Epidermiszellen werden.

Was die Vagusfasern anbelangt, so sind hier keine wesentlichen Veränderungen zu konstatieren. Die am weitesten vorgedrungenen Fasern endigen frei in einem längsverlaufenden, unweit von der Spitze der Sinnesorgananlage gelegenen Kanälchen, das innerhalb der Anlage liegt, und wie der ganze distale Teil des Nerven (Fig. 17), durch die Basalmembran vom Mosoderm getrennt ist. Die letzte Scheidezelle liegt zwei, allerdings kleine, Muskelsegmente oralwärts vom Ende der soeben erwähnten Nervenfasern.

Ältere Stadien. — Bei Larven, die etwas älter sind, als die vorigen, sind die Sinnesorgane regelmässiger in ihrem Aufbau. Die Zellen sind deutlicher abzugrenzen und die Umhüllungszellen ordnen sich sehr symmetrisch um die in der Mitte liegenden Sinneszellen herum. Unmittelbar neben den Sinneszellen findet sich ein Kreis von Zellen, die mit einer breiten Basis auf der Basalmembran ruhen (Fig. 19 u. 21 uz). Nach aussen von dieser ist ein zweiter Kreis von Zellen, die die Basalmembran nicht zu

berühren scheinen. In Flachschnitten der Haut (Fig. 23) ist diese Anordnung auf folgende Weise ausgedrückt. Die Kerne des inneren Kreises von Umhüllungszellen (uz_1) sind hier rund, die des äusseren ($u. z_2$) dagegen länglich mit tangential gerichteter Längsachse. Die Sinneszellen selber, zur Zeit ihrer Sonderung, sind gewöhnlich zwei oder drei an der Zahl in jeder Sinnesknospe. Bei etwas älteren Larven, wie derjenigen [1], wonach die Fig 23 gezeichnet ist, sind in fast allen Knospen vier Zellen vorhanden. Es ist anzunehmen, dass diese sich durch Teilung vermehren. Mitotische Figuren sind gelegentlich darin zu sehen. Während im vorigen Stadium die Sinneszellen nur durch ihre Lage und ihre grossen, runden Kerne zu erkennen waren, so werden sie später weiter umgebildet. Bei einem Sylvatica-Embryo, der sechs Tage älter als das Transplantationsstadium ist, sind die Zellen deutlich nach aussen zugespitzt (Fig. 18). Der äussere kegelförmige Teil der Zellen, soweit er nicht von Pigment eingenommen ist, scheint auch bei sehr starker Vergrösserung homogen zu sein und färbt sich recht stark. Dies zeigt sich deutlicher bei Palustris-Larven wegen des Mangels an Pigmentierung (Fig. 20). In mehreren Fällen sind kleine Härchen zu beobachten, die von der Spitze des Kegels abgehen. Schultze (61 u. 70) hat solche Haare bei den frisch untersuchten Sinnesorganen von Fischen und Amphibien beschrieben. Sie scheinen in meinen Präparaten meistenteils bei der Konservierung zu Grunde gegangen zu sein. Nach Fixierung mit dem Pikrin-Osmiumsäure-Gemisch von vom Rath und nachträglicher Beizung mit Gerbsäure wird das Protoplasma der Sinneszellen sehr dunkel gefärbt. Sie treten dann gegen die umliegenden Zellen sehr deutlich hervor (Fig. 19). Diese Abbildung, die nach einem 15,5 mm langen Sylvatica-Embryo gemacht ist, stellt ein etwas älteres Stadium dar, als die anderen Figuren. Der kegelförmig zugespitzte Teil der Zellen zeigt sich als aus zwei Zonen bestehend. Der innere davon enthält Pigment und auch grössere dunkle Kügelchen. Bei diesen älteren Stadien verursacht das Sinnesorgan eine kleine hügelförmige Hervorragung in der Haut, die jetzt beträchtlich dünner ist als in den früheren Stadien. Der Seitennerv hat sich jetzt vollständig von der Epidermis getrennt (Fig. 18—20) und liegt im Mesoderm direkt unter der dick gewordenen Basalmembran.

[1]) Sylvatica-Larve, 1,5 cm lang.

2. Die Histogenese des Seitennerven bei Amblystoma.

Das gegenseitige Verhalten von Ganglienzellen, Lateralisfasern und Anlage der Sinnesorgane zeigt sich viel klarer bei Amblystoma punctatum als beim Frosch. Ein Präparat eines ca. 6 mm langen Embryo erster Art, der in Frontalschnitte zerlegt ist, genügt fast, um ein klares Bild der ganzen Sachlage zu gewinnen.

Die Anlage der Seitenorgane ist hier wie bei Rana als eine Verdickung des inneren Blattes des Ektoderms zu erkennen, die sich von der Mitte des zweiten bis zur Mitte des dritten Myotoms erstreckt (Fig. 13). Sie besteht aus zweierlei Zellen, wovon die einen eine regelmässig angeordnete innere Schicht bilden, während die anderen viel lockerer zusammenhängen und eben innerhalb der Hautdeckschicht liegen. Nach innen ist die ganze Anlage von einer Membran begrenzt, ist aber in dem betreffenden Präparat durch die Einwirkung der Konservierungsflüssigkeiten von dieser Membran etwas abgehoben. Das Vagusganglion liegt oral und etwas medial von der Sinnesanlage. Die einzelnen Ganglienzellen (Fig. 14[1] g z) sind in Bezug auf die Beschaffenheit von Kern und Protoplasma kaum so weit differenziert als beim Froschembryo in demselben Entwicklungsstadium. Sie strotzen noch von Dottertröpfchen. Die Kerne sind mit einer Masse feiner Chromatinkörner gefüllt, aber das deutliche runde Kernkörperchen fehlt noch. Dagegen sind die von diesen Zellen entspringenden Nervenfortsätze sehr deutlich entwickelt und es ist klar, dass jede Zelle nur eine einzige peripher verlaufende, und eine zentralgerichtete Faser (w f) entsendet. Die Zellen sind also bipolar; wegen der bei diesen Embryonen beträchtlich auftretenden Kopfkrümmung zeigen sich die beiden Fortsätze derselben Zelle in einem Frontalschnitt. Einige Fasern kann man an einem einzigen Schnitt von ihrem Ursprung in den Ganglienzellen bis an die Basis der Zellen der Sinnesorgananlage verfolgen, wo sie zwischen diesen Zellen und der Basalmembran frei endigen. Das Ende der Fasern ist etwas kolbenförmig verdickt und erinnert an die Verhältnisse bei den jung auswachsenden Kommissurenfasern im Rückenmark von

[1]) Bei diesem Embryo ist die sekundäre Augenblase gebildet, aber die Linse steht noch mit der Epidermis in Verbindung. Die Ohrblase ist vollständig geschlossen, aber berührt noch die Haut.

Salmo[1]). Scheidezellen sind auch vorhanden in der gewöhnlichen Form von Spindelzellen, die den Nervenfasern anliegen. Es ist besonders klar, dass die Fasern nicht Fortsätze dieser Scheidezellen sind, sondern dass sie sich in leichten Bogen zwischen die Scheidezellen hinschlängeln.

Mit absoluter Genauigkeit zu bestimmen, wo die Scheidezellen herstammen, ist kaum möglich. Jedoch liefert dieser Embryo Anhaltspunkte, die für die Entscheidung dieser Frage von Belang sind. Es ist von Wichtigkeit, zu bemerken, dass die innere Schicht der Sinnesanlage ein geschlossenes Ganzes bildet, ohne irgend welche Anzeichen, dass die Scheidezellen hiervon sich abschnüren. Nach dem Ganglion zu findet sich dagegen ein Zug von solchen Zellen (sch. z), der sich mit der Ganglienhülle verbindet. Dies deutet darauf hin, dass die Nervenscheidezellen und die Zellen, die das Ganglion umhüllen, gleichen Ursprungs sind, oder vielmehr, dass die Zellen der Schwannschen Scheide aus dieser Ganglienhülle entstammen. Was die Beschaffenheit dieser Zellen anbelangt, so fällt es auf, dass sie nur kleine Dotterkügelchen, während die Mesenchym- sowie die Muskelzellen grössere Kugeln enthalten. Auch sind die betreffenden Zellen pigmentiert, wie auch die meisten Zellen ektodermaler Herkunft, während die Mesenchymzellen der Umgebung pigmentlos sind. Die Befunde zeigen also, dass die Scheidezellen vieles gemeinschaftlich mit ektodermalen Zellen haben und eigentlich als solche aufzufassen sind.

3. Zusammenfassung und Erörterung der früheren Angaben über die normale Entwicklung.

Die aus dem Ganglienstrang hervorwachsende Anlage des Vagusganglions liegt eine Zeitlang unmittelbar unter der Epidermis und kommt dadurch in sehr innige ortschaftliche Beziehungen mit der Hautverdickung, die die Sinnesorgane der Seitenlinie bildet (Fig. 9). Später erscheint das Ganglion in zwei deutlichen Teilen (Fig. 10), einem dorso-lateralen (l g), der dicht an der Sinnesorgananlage liegt, und einem ventralen (v g), der sich tief in die Kiemendarmwandung hineinerstreckt. Der erstgenannte Teil gibt dem Seitennerv seinen Ursprung.

---

[1]) Vergl. Harrison: Archiv f. mikr. Anat., Bd. 57, S. 405 und Fig. 13.

Die Anlage der Sinnesorgane ist zunächst als eine Verdickung der Hautgrundschicht zu erkennen, welche sich vom Vagusganglion kaudalwärts bis zur Gegend des zweiten Myotoms erstreckt (Fig. 9 s l) Durch Zellteilung und Wanderung dehnt sich diese Anlage in einen Zellenstrang aus (Fig. 15), der, indem er immer im Verband der Epidermis bleibt, schliesslich die Spitze der Schwanzachse erreicht. Die einzelnen Sinnesorgane entstehen durch die Segregation von Zellen aus diesem Strang in kleine Gruppen (Fig. 16). Die mittleren Zellen von jeder Gruppe haben grosse, runde Kerne und sind als die eigentlichen Sinneszellen aufzufassen (Fig. 17 s z). Andere, ebenfalls aus dem genannten Zellenstrang herstammende Zellen lehnen sich den Sinneszellen an und bilden eine Hülle um sie herum (Figg. 18—20).

Die Nervenfasern, d. h. die Achsenzylinder des r. lateralis vagi entstehen als Fortsätze der Zellen des Vagusganglions. Jede solche Zelle entsendet einen Nervenfortsatz (Fig. 11 und 14). Indem die Fortsätze zu einer Zeit hervorsprossen, da das Ganglion und die Anlage der Sinnesorgane dicht beisammen liegen, wachsen sie direkt in das letztgenannte Gebilde hinein. Die wachsenden Nervenfasern erreichen demgemäss fast unmittelbar ihre Endorgane und dehnen sich erst mit der Wanderung der Anlage der Sinnesorgane dementsprechend aus, bis einige sich schliesslich sogar bis zur Spitze der Schwanzachse erstrecken.

Die Zellen der Schwann'schen Scheide der Nervenfasern, wie besonders bei Amblystoma deutlich zu sehen ist, stammen aus der Gegend des Vagusganglion, wahrscheinlich aus dem Ganglion selber; nichts deutet darauf hin, dass die Scheidezellen sich von der Sinnesorgananlage abschnüren. Sie sind jedenfalls nicht Mesenchymzellen, denn die Entwicklungsvorgänge spielen sich in der Epidermis ab, vom Mesoderm durch eine deutliche Basalmembran getrennt. Es gibt ausserdem einen, wenn auch nur einen negativen, experimentellen Beweis, dass nicht die Anlage der Seitenorgane die Scheidezellen liefert, nämlich das Ausbleiben der Bildung von Scheidezellen im n. lateralis bei Embryonen, aus denen das Vagusganglion im frühen Entwicklungsstadium entfernt wurde[1]).

---

[1]) Vergl. p. 74.

Es ist jetzt von fast allen Seiten anerkannt, dass die Seitenlinie sich durch Vermehrung und Bewegung der Zellen einer vom Kopf herstammenden Anlage, und nicht durch Zutat von Zellen aus der Epidermis vom Rumpf und Schwanz entwickelt. Von den früheren Untersuchern dieses Gegenstandes, wie Balfour (78) und Van Wijhe (82) wurde diese Ansicht wohl vertreten, jedoch war es zuerst Beard[1]) (85), der sie besonders betont hat. Seitdem ist sie von verschiedenen Forschern, wie Dohrn (91), Platt (96), Clapp (98) und Raffaele (00) auf Grund eigener Untersuchungen ausdrücklich hervorgehoben. Die vorhergehende Beschreibung bestätigt diese Anschauung; ein vollständig sicherer Beweis dafür wird aber nur durch das Experiment, das unten beschrieben werden soll, geliefert.

Über die Entstehung der Fasern des Seitennerven sind, wie schon oben hervorgehoben, verschiedene Gesichtspunkte vertreten worden. Die Mehrheit der früheren Forscher, Beard[1]), Goette[2]), Semper[3]) und Van Wijhe, wie auch in der letzten Zeit Raffaele und Dohrn, gibt an, dass die Nervenfasern, gemeinschaftlich mit den Sinnesorganen selber, aus der Hautverdickung hervorgehen, und zwar dadurch, dass gewisse Zellen sich zusammenketten, um die Achsenzylinder und die Schwann'sche Scheide zu bilden. Nach der gegenteiligen Behauptung von Balfour[4]) stammt der Seitennerv nicht aus der Anlage der Sinnesorgane, sondern aus dem Vagusganglion. In dem, was die Histogenese anbetrifft, stimmt Balfour jedoch mit der Anschauung der anderen genannten Forscher überein, denn Balfour giebt an, dass der Nerv sich als zelliger Auswuchs vom Vagusganglion entwickelt und dass die einzelnen Nervenfasern sich aus Zellketten differenzieren. Meine eigenen Beobachtungen über die Einzelheiten der Histogenese weichen also von den Balfour'schen sowie von denen der anderen genannten Forscher ab. Da die späteren Arbeiten von Raffaele und Dohrn die Histogenese viel ausführlicher behandeln als Balfour, Beard und Andere, so kann die Berücksichtigung

---

[1]) Op. cit., p. 111.
[2]) Op. cit., p. 672—3.
[3]) Op. cit., p. 398.
[4]) Op. cit., p. 367.

der Einzelheiten an dieser Stelle auf die Angaben der erstgenannten Autoren beschränkt werden.

R a f f a e l e begründet seine Angaben auf das Studium von Bufo-, Discoglossus- und Rana-Larven, die er hauptsächlich an Totalpräparaten vom Schwanz untersuchte, oder an abgehobenen Hautstücken, welche die Anlage der Seitenlinie enthielten. Zu diesem Zweck wurden Larven benutzt, die schon zwei bis sechs Tage ausgeschlüpft waren. Besondere Aufmerksamkeit wurde auf die dorsale Reihe Sinnesorgane gelenkt. R a f f a e l e gibt eine genaue Beschreibung vom Auswachsen der Anlage nach dem Schwanze zu und seine Arbeit bietet auch darin einen Fortschritt den früheren gegenüber, dass das Bestreben vorliegt, die Bildung der einzelnen Nervenfasern und nicht einfach die Entwicklung des Nervenstammes zu ermitteln. Gegen die Methodik von R a f f a e l e lässt sich aber folgendes einwenden. Die von ihm benützten Totalpräparate stehen, mit geeigneten Schnittserien verglichen, sehr an Deutlichkeit zurück. Dort sind die Beziehungen zwischen den einzelnen Gewebselementen etwas verschwommen, da die zu beobachtenden Zellen übereinander liegen. Es lässt sich z. B. an den R a f f a e l e'schen Abbildungen, Fig. 15 und 16, nicht unterscheiden, ob die dort dargestellten Spindelzellen in Wirklichkeit die Fortsetzung der Nervenfasern bilden, oder ob sie nur dicht daneben liegen. Ausserdem wird kein Beweis angeführt, dass die betreffenden Spindel-(Scheide-)Zellen aus der Epithelanlage hervorgehen. Die späten Entwicklungsstadien, die R a f f a e l e zur Untersuchung herangezogen hat, sind übrigens viel weniger geeignet, die einzelnen Entwicklungsvorgänge zu zeigen, als die Stadien, wo die Entwicklung anfängt; denn im Anfang halten sich die einzelnen Stadien der Entwicklung der sich vom Kopf nach dem Schwanze zu differenzierenden Seitenlinie zeitlich weiter auseinander als später.

Was die Angaben von D o h r n (91 und 01) anbetrifft, so ist es schwer, einen Vergleich mit den meinigen anzustellen, denn das von D o h r n untersuchte Selachiermateriel ist offenbar anders beschaffen als die hier beschriebenen Amphibienembryonen. Die Anzahl der Zellen in den Ganglien und Sinnesplatten und später in den Nervenstämmen ist beträchtlich höher bei den Selachiern als bei den Amphibien. Dies erleichtert bei den ersten wohl die Verfolgung der Entwicklung der genannten

Gebilde im Grossen, erschwert aber anderseits die Erkennung der wahren Beziehungen zwischen den einzelnen Gewebsteilen. Hierin liegt nach meiner Meinung die Ursache der Irrtümer in den Dohrn'schen Darstellungen, denn es sind die feineren Verhältnisse zwischen Ganglienzellen, Nervenfasern und Scheidezellen, die von ihm gänzlich verkannt sind.

Es ist die Gegenwart von Scheidezellen, die die richtige Beurteilung der Frage nach der Genese der Achsenzylinder erschwert. Solche Zellen finden sich auch in den frühen Stadien am Seitennerv der Amphibien. Da es bis jetzt unüberwind liche Schwierigkeiten gibt, sie experimentell zu entfernen, ohne das Ganglion zu verletzen, so müssen wir uns beim Studium der Nervenhistogenese damit begnügen, die Verhältnisse von diesen Zellen bei der normalen Entwicklung eingehend zu prüfen Die Scheidezellen sind sehr intim mit den Achsenzylindern verbunden und es ist die Ansicht von denjenigen, die gleich Dohrn den Zellkettenbegriff der Genese der Nervenfasern aufrecht erhalten wollen, dass diese innige ortschaftliche Beziehung von genetischer Bedeutuug sei, dass nämlich der Achsenzylinder als eine Art Absonderung oder eine intracelluläre Bildung der Scheidezelle, wie etwa die Muskelfibrille innerhalb des Muskelzellleibs, entsteht[1]). Nach Dohrn ist die zeitliche Reihenfolge der Entwicklungsvorgänge, die bei der Entstehung der Schleimkanalnerven der Selachier auftreten, die folgende: die kettenartige Anordnung von Zellen; die Erscheinung von hellglänzenden Fäden, den Achsenzylindern, innerhalb des Protoplasmas dieser Zellen; die nachträgliche Verschmelzung der Ganglienzellen mit den Nervenfasern.[2])

Auf Grund meiner eigenen Beobachtungen muss ich Dohrn gegenüber behaupten, dass die Reihenfolge von diesen Erscheinungen, soweit sie überhaupt richtig gedeutet sind, in der Wirklichkeit umgekehrt ist. Überall, wo die jungen Nervenfasern anfangen, sich zu entwickeln, wie auf schlagende Weise im Seitennerv von Amblystoma zu konstatieren ist, sind die ersten Differenzierungserscheinungen in den Ganglienzellen zu erkennen.

[1]) Vergl. Apáthy (92 und 96) und Godlewsky (02). Bei Apáthy handelt es sich um die Entstehung der Neurofibrillen innerhalb der Substanz der Nerven- bezw. Ganglienzellen.

[2]) Dohrn. Neapel. Mitteilungen. Bd. 10, p. 278—290.

indem jede Zelle entweder einen oder sonst zwei von gegenüberliegenden Polen abgehende Ausläufer entsendet. Die Scheidezellen legen sich direkt an diese Fortsätze an, erstrecken sich aber nie ganz so weit peripherwärts als das wachsende Ende des Ganglienzellenfortsatzes (Fig. 14). Wenn diese Fasern nun eine Absonderung der spindelförmigen Scheidezellen wären, so sollten wenigstens die Vorzeichen der Umbildung innerhalb des Protoplasmas der Scheidezellen auftreten, ehe die Nervenfaser als solche da ist. Dies ist aber durchaus nicht der Fall. Die Scheidezellen weisen ein undifferenziertes Plasma auf, das an der Seite der Nervenfasern liegt. Es bildet sich innerhalb dieses Plasmas in keinem Fall ein dünnes Fädchen, das sich späterhin in einen Achsenzylinder umbildet. Im Gegenteil ist der Nervenfortsatz, der über jeglichen Zweifel hinaus von Anfang an mit der Ganglienzelle kontinuierlich ist, zunächst dick und protoplasmatisch, und erst während des Auswachsens wandelt er sich in einen deutlich differenzierten Achsenzylinder um. Die Vorgänge, die bei der ersten Entstehung des Achsenzylinders zu beobachten sind, spielen sich also in den Ganglienzellen und nicht in den Scheidezellen ab, woraus sich schliessen lässt, dass erstere und nicht letztere die wesentliche Rolle dabei spielen.

Ich gebe gerne zu, dass viele Bilder, die man an Schnittpräparaten gewinnt, nicht imstande sind, einen entscheidenden Beweis für den Fortsatz-Begriff der Achsenzylinder-Entstehung zu liefern. Nach den Dohrn'schen Abbildungen zu urteilen, liefern die Selachierembryonen, und besonders die, die nicht ganz jung sind, vielfach derartige Bilder. Aber ebensowenig beweisen diese Bilder die von Dohrn vertretene gegenteilige Ansicht. Es kann demgemäss solchen, sich sozusagen neutral stellenden Präparaten keine Beweiskraft gegen die klaren Befunde bei Amblystoma beigemessen werden.

Was mir in den Schilderungen von Dohrn (91) aber unerklärlich bleibt, ist die Behauptung, dass die Ganglienzellen ursprünglich garnichts mit den Nervenfasern zu tun haben und dass die Verbindung zwischen ihnen erst sekundär entsteht.[1])

[1]) Dohrn gibt an (op. cit., p. 288): „— und so sehen wir denn in höheren Embryonalstadien jede einzelne Ganglienzelle eingefasst von einer Anzahl der aufgelagerten Zellen, die untereinander in gewissen Beziehungen

Nach meinen eigenen Erfahrungen ist überhaupt das sicherste von unserer ganzen Kenntnis der Nervenhistogenese, dass von Anfang an der Achsenzylinderfortsatz in kontinuierlicher Verbindung mit dem Plasma der Ganglienzelle ist. Dies ist an den verschiedensten Stellen im Nervensystem nachzuweisen, nicht nur im Lateralis, sondern auch in den Spinalganglien, in den motorischen Zellen des Rückenmarkes, in den Hinterzellen und in den Kommissurenzellen des Rückenmarkes.[1])

Bezüglich der Herkunft der Schwann'schen Scheidezellen im Lateralisstamm ist noch ein Wort am Platze. Ohne auf die

---

stehen. Fast regelmässig nämlich liegen zwei solcher Zellen in entgegengesetzter Richtung, also, wenn man den Ausdruck gelten lassen will, an den beiden Polen der Ganglienzellen. . . .

Es ist klar, was wir jetzt vor uns haben.

Die aufgelagerten Zellen stellen die Ganglienzellenkapseln her, die beiden Polzellen aber sind die letzten Glieder der Nervenfaserketten, welche sich mit ihrem Plasma der Ganglienzelle anlagern und sekundär mit ihr verbinden. . . .

Aber damit erschöpft sich keineswegs die Tragweite dieser Tatsache. Ihre grösste Bedeutung liegt vielmehr darin, dass die Ganglienzelle als solche gar keinen Anteil an der Bildung der Nervenfaser resp. des Achsenzylinders nimmt. Was man bisher, auch bei Knochenfischen und Selachiern, als Fortsatz der peripherischen Ganglienzelle beschrieben hat, steht mit der Ganglienzellle in keinem genetischen, sondern nur in Kontaktzusammenhang."

(p. 289—290): „— somit ist es kaum zu bezweifeln, dass die Rindenschicht durch das Plasma der Kapselzellen hergestellt wird und von Hause aus der Ganglienzelle nicht angehört.

Sieht man nun weiter auf die Beziehungen der Ganglienzelle zu den an- und abgehenden Achsenzylindern, so wird man bald gewahr, dass die Ausstrahlung der Fibrillen beider Fasern innerhalb dieser Rindenschicht erfolgt, woraus sich die bedeutsame Tatsache ergibt, dass die eigentliche Ganglienzelle zunächst garnichts mit den Nervenfasern zu tun hat, vielmehr von ihnen resp. vom Plasma der Kapselzellen, die ihrerseits aber nichts als Nervenzellen sind, umsponnen resp. umflossen wird, während erst allmählich in noch unbekannter Weise intimere Struktur- und Funktions-Beziehungen zwischen den beiden Zellarten und ihren plasmatischen Bestandteilen sich herstellen."

[1]) Vergl. Harrison (01).

umfangreiche Literatur über den Ursprung der Nervenscheiden einzugehen, sei bloss daran erinnert, dass die Schwannschen Zellen nach der einen Auffassung ihren Ursprung vom Ektoderm, entweder von dem Ganglienstrang, vom Medullarrohr oder von der Hautsinnesorgananlage nehmen sollen, während sie nach der gegenteiligen Ansicht vom Mesenchym herstammen.

Wie schon oben angegeben, sprechen die Befunde beim Amphibienembryo für den ektodermalen Ursprung der Scheiden des Seitennervs. Während die Schwann'schen Zellen nach Dohrn und Anderen teilweise aus dem Ganglion, aber hauptsächlich aus der Anlage der Sinnesorgane kommen, wandern sie bei den Amphibien, wie oben angegeben, ausschliesslich aus der Gegend des Ganglions in den Nervenstamm hinein. Es findet sich in der Sinnesplatte kein Anzeichen eines Heraustretens von Zellen aus der regelmässigen, epithelialen Schicht, wie es der Fall sein müsste, wenn die Sinnesplatte die Scheidezellen des Lateralisstammes lieferte. Einige von den unten näher zu beschreibenden Versuchen (p. 74) sprechen auch gegen die Ansicht von Dohrn, dass die betreffenden Zellen in der Anlage der Sinnesorgane entstehen.

Ich möchte aber ausdrücklich hervorheben, dass ich aus diesen den Seitennerven betreffenden Angaben keinen allgemeinen, für die Entstehung sämtlicher Schwann'schen Scheidezellen gültigen Schluss ziehen will. Im Gegenteil ist es, angesichts der vielseitigen von einander abweichenden Angaben von früheren Forschern, mehr als wahrscheinlich, dass bei verschiedenen Tieren, sogar in verschiedenen Teilen desselben Tieres, der Ursprung der Scheidezellen nicht derselbe ist.[1])

[1]) Dohrn hat neuerdings in seiner der Entstehung der Schwannschen Kerne gewidmeten Arbeit (Mitteil. a. d. zool. Stat. z. Neapel, Bd. 15) die früheren diesbezüglichen Angaben einer eingehenden Kritik unterzogen. Ich war erstaunt, darin zu lesen, dass Dohrn mir bestimmte Angaben über diese Frage zuschrieb, nämlich, dass ich die Schwann'schen Scheidezellen aus dem Mesenchym herleitete, denn ich habe diese Gebilde in meiner Arbeit über das periphere Nervensystem bei Salmo (Dieses Archiv, Bd. 57) kaum erwähnt. Dohrn (p 181) bezieht sich hauptsächlich auf einen in meiner Arbeit befindlichen Satz (p. 408), der lautet: „Bald nach dem ersten Erscheinen der ventralen Wurzelfasern gelangen die ersten von den Sklerotomen kommenden Mesenchymzellen in die Gegend der Austrittsstelle des Nerven und lagern sich an die jungen Nervenfasern.“ Dohrn ist aber im Irrtum,

III. Experimenteller Teil.

A. Methodik.

Die grosse Mehrheit der unten zu beschreibenden Versuche sind mit Hilfe der von Born eingeführten Transplantationsmethode ausgeführt worden. Durch diese Methode ist es möglich gewesen, die beim Auswachsen der Seitenorgananlage herrschenden Bedingungen fast nach Belieben zu variieren. Es ist eigentlich zu verwundern, dass eine so vorzügliche Untersuchungsmethode, wie diese von Born, die nach so vielen Richtungen Möglichkeiten eröffnet, nicht mehr in Gebrauch gekommen ist, denn sie eignet sich nicht bloss zur Herstellung sonderbarer Tiergestalten, wie einige zu denken scheinen, sondern es sind eine ganze Reihe Spezialprobleme, die durch diese Methode und durch sie allein zu lösen sind.

Born hat in seiner umfangreichen Arbeit[2]) seine Methode so genau und ausführlich beschrieben, dass an dieser Stelle nur kurz darüber berichtet zu werden braucht. Im wesentlichen besteht die Methode darin, dass Teilstücke von Froschembryonen, die zusammengesetzt werden sollen, mittelst ihrer Wundflächen aneinandergedrückt und so gehalten werden, bis sie verklebt sind. Da aber bekanntlich die Bewegungsfähigkeit der Embryonen selbst in den frühen Stadien dank der Flimmertätigkeit beträchtlich ist, so ist es nötig, die Teilstücke eine Zeitlang festzuhalten. Um die Fortbewegung zu verhindern, werden kleine Stücke Silberdraht verschiedener Grösse und Stärke benutzt, nicht etwa zum Zusammennähen der Teilstücke, sondern bloss, um sie zu umlagern. Es genügt ein Zeitraum von einer halben bis zwei Stunden, um die Anheilung herzustellen, und es ist zweckmässig, die Dauer der Haft zwischen den Drahtstücken möglichst abzukürzen, da eine längere Wirkung des Druckes die Haut der Embryonen sehr leicht zur Disintegration bringt.

wenn er weiter schreibt: „Aus diesen Zellen lässt auch Harrison die Scheide des Nerven entstehen.“ Eine solche Behauptnng habe ich nirgends ausdrücklich gemacht, und wenn ich es auch für nicht unwahrscheinlich halte, dass die betreffenden Zellen zur Bildung der Nervenscheiden beitragen, so würde dies durchaus nicht die Beteiligung von anderen, z. B. von von der Ganglienleiste herstammenden Zellen, an diesem Vorgang ausschliessen.

[2]) Archiv f. Entwicklungsmechanik, Bd. 4. 1896.

Nach der Empfehlung von Born erfolgen die Zusammenheilung und das Aufziehen der Tiere am leichtesten in physiologischer Kochsalzlösung. Bei meinen ersten Versuchen[1]) habe ich für diesen Zweck reines Wasser vorgezogen, denn es schien mir, dass das Salz schädlich auf die Embryonen wirkte. Aber bei tiefgreifenden Operationen war die Sterblichkeit in Wasser so hoch, dass ich bald auf den Gebrauch von Kochsalzlösungen zurückkam. Es erfüllt den Zweck jedoch besser, nicht die gewöhnliche physiologische Lösung, sondern noch schwächere (etwa 2 bis 4 pro mill.) anzuwenden. Auch ist es vorteilhaft, schon am Tage der Operation anzufangen, die Lösung zu verdünnen, damit allmählich nach Verlauf von zwei Tagen die Embryonen wieder in reines Leitungswasser gebracht werden.

Für die meisten Versuche wurden Embryonen benutzt, die sich in einem Stadium der Entwicklung befanden, das ich als Transplantationsstadium bezeichnen werde (Textfig. 2). Die Länge von Sylvatica-Embryonen beträgt dann ca. 4 mm; Palustris-Embryonen sind etwas kürzer. Beträchtliche Schwankungen in der Grösse kommen aber bei beiden Arten vor. Im betreffenden Stadium ist das Medullarrohr geschlossen und der Kopf und die Schwanzknospe sind deutlich zu erkennen. Bezüglich der inneren Anatomie ist hervorzuheben, dass die wichtigsten Organsysteme bezw. Organe schon angelegt sind, obgleich Gewebsdifferenzierungen kaum angefangen haben. Im Nervensystem sind noch keine Fasern vorhanden (Vergl. p. 41).

Die verschiedenartige Färbung der lebenden Embryonen und Larven von Rana sylvatica und R. virescens einerseits und R. palustris anderseits hat wesentlich die Deutung des Experiments gesichert. Diese Unterschiede wurden schon früher von mir beschrieben und werden im nächsten Abschnitt eingehender behandelt. Ein besonders begünstigender Umstand ist die dunkle Pigmentierung der Anlage der Seitenlinie bei Rana sylvatica, denn sie ermöglicht bei Zusammensetzungen von dieser Spezies und R. palustris die genaue Verfolgung des Wachstums der Anlage, sobald sie aus dem Sylvatica- in den hellen Palustris-Komponent gewachsen ist (Fig. 2, 3 und 4). Die meisten Versuche wurden daher mittelst heteroplastischer Zusammensetzungen

[1]) Harrison. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. 7.

von diesen zwei Arten Embryonen gemacht.[1]) Es ist aber nicht unbedingt nötig, diese beiden Arten zu haben, denn die einzelnen Sinnesorgane der Seitenlinie lassen sich am Lebenden auch bei normalen Sylvatica-Embryonen beobachten, nachdem die Haut etwas aufgehellt ist, obgleich die ganze Entwicklung wegen der dunklen Pigmentierung der Haut nicht mit Sicherheit zu verfolgen ist. Da die Laichzeit von R. sylvatica beträchtlich früher ist, als die von R. palustris, so habe ich einige Versuche bloss mit Embryonen erster Art erledigt. Es wäre sogar möglich, sämtliche Experimente auch allein mit Palustris-Embryonen auszuführen; nur müsste dann alles mittelst Schnittpräparaten untersucht werden, da die Pigmentierung der Sinnesorgane hier so gering ist, dass Beobachtungen an lebenden Embryonen ganz auszuschliessen sind.

Über die Behandlung des Materials nach der Operation hat Born schon ausführlich berichtet. Allen Forderungen seiner idealen Methodik[2]) nachzukommen, ist kaum möglich und für viele Versuche glücklicherweise nicht nötig. Ich habe es jedoch für erforderlich gehalten, genaue Lebensgeschichten der einzelnen Fälle bei jeder Versuchsreihe zu liefern; demgemäss wurde nie en gros experimentiert. Jeder einzelne Fall wurde bezeichnet und in ein Schälchen für sich, oder wenigstens von anderen ähnlichen Fällen getrennt, aufgezogen. Die Beobachtungen wurden möglichst häufig mittelst Skizzen in die Protokolle eingetragen.

Die Untersuchung des Materials wurde in erster Linie an lebenden Embryonen unternommen. Eine genauere Kontrolle erwies sich aber manchmal als notwendig; alles von Belang wurde deshalb ausserdem an Schnittserien nachgeprüft. Gelegentlich deckten die Schnitte irrtümliche Deutungen der an Lebenden gemachten Beobachtungen auf; aber meistenteils bestätigten sie die Beobachtungen, häufig auch mit wichtigen Ergänzungen.

Sämtliche Originalskizzen sind mittelst Abbé'scher Camera lucida gemacht worden. Jüngere Embryonen, die sich bloss mittelst Flimmern bewegen, können zum Zweck des Zeichnens leicht mit irgend einem vorgesetzten Hindernis stillgehalten

---

[1]) Von den mir bekannten europäischen Arten würden wahrscheinlich Zusammensetzungen von R. fusca und R. esculenta dieselben Resultate geben.

[2]) Op. cit. p. 375.

werden. Ältere Exemplare, die willkürliche Bewegungen ausführen, sind nicht ohne ausserordentliche Geduldsproben mit der Camera zu zeichnen, wenn man sie nicht vorher betäubt. Ein vorzügliches Betäubungsmittel ist Aceton-Chloroform[1]. Einige kleine Krystalle in die Schälchen mit dem zu narkotisierenden Tier genügen, um letztere binnen wenigen Minuten vollständig zu betäuben. Nachdem die Larve abgezeichnet ist, wird sie wieder in frisches Wasser gebracht, wo sie nach Verlauf von einigen Minuten wieder belebt und munter wird. Etwaige schädliche Einwirkungen wurden auch nach wiederholten Narkosen nicht beobachtet. Die Minimalstärke, die vollständige Betäubung hervorbringt, beträgt ca. zwei Teile Aceton-Chloroform auf zehntausend Teile Wasser. In dieser Lösung entwickeln sich Embryonen bis zum Dotteraufbrauch weiter[2], obgleich sie in beträchtlich stärkeren Lösungen, etwa 4 bis 10 auf zehntausend, meist nach einiger Zeit zu Grunde gehen. Doch für kurze Narkosen kommt es nicht so genau auf die Dosis an.

Die Textabbildungen, die zur Erläuterung der vorliegenden Abhandlung dienen, sind, was ihre Umrisse und andere wesentliche Linien anbetrifft, nach Pausen der Protokollzeichnungen gemacht. An diesen Figuren ist die Seitenlinie der Deutlichkeit halber halbschematisch, entweder als eine dickere Linie oder als eine Reihe grosser Flecke dargestellt. Die topographischen Beziehungen derselben sind genau nach der Natur; die Grösse der einzelnen Sinnesorgane im Verhalten zur ganzen Larve ist aber meistenteils übernatürlich und die genaue Anzahl derselben wird meistens nicht wiedergegeben.

Da die Zusammensetzungen aus zwei verschieden gefärbten Teilstücken etwas seltsam aussehen, und ein ganz neues Objekt zum Studium der normalen Entwicklung bilden, so schien es

---

[1]) Ich habe das Aceton-Chloroform (in dem Handel in Amerika als „Chloretone“ genannt) auf Anregung von Herrn Professor Abel, dem Entdecker ihrer narkotischen Eigenschaften, angewendet. Miss Randolph (zool. Anz., Bd. 23) hat schon auf die Nützlichkeit dieser Substanz zum Zweck der Narkotisierung niederer Tiere hingewiesen. Sie berichtet über eine Reihe Versuche über die Wirkung von Lösungen verschiedener Stärke auf eine Anzahl Tiere.

[2]) Harrison. Proceedings of the Ass. Am. Anatomists. Am. Journ. of Anatomy. Vol. II.

mir wünschenswert, eine Reihe Abbildungen, möglichst naturgetreu in Bezug auf Farbe und Form herstellen zu lassen, die den Verlauf des Grundversuchs wiedergeben. Ein typisches Exemplar wurde gewählt, und vier verschiedene Stadien desselben wurden von der geschickten Hand des Herrn George Kline aquarelliert (Fig. 1—4). Die Farben sind, wie sie unter starker Beleuchtung mit Tageslicht erscheinen. Es war eine äusserst schwierige Aufgabe, sie ganz genau darzustellen, denn die Farben ändern sich mit jedem Wechsel in der Beleuchtung, was bei dem unbeständigen Frühjahrswetter sehr oft eintritt.

B. Die spezifische Pigmentierung der Haut und der Seitenorgane bei den Embryonen bezw. Larven der verschiedenen Froscharten.

Die Embryonen von R. sylvatica erscheinen mit dem blossen Auge gesehen dunkelbraun, fast schwarz; nur ist der Bauch etwas heller gefärbt als die übrigen Körperteile. Unter mässiger Vergrösserung bei starkem auffallenden Lichte beobachtet, gleicht die Haut des Embryo einer Mosaik (Fig. 5). Das Grundfeld besteht aus polygonalen Zellen verschiedener Grösse, wovon einige sehr dunkel, andere dagegen weniger stark pigmentiert sind. Ein hellerer Hof in der Mitte der Zelle deutet die Lage des Zellkernes an. Helle Linien grenzen die Zellen voneinander ab. Wie Schnittpräparate zeigen, bildet das Pigment eine dichte Lage unter der Oberfläche der Zellen der äusseren oder Deck-Schicht der Epidermis (Fig. 9 u. 10) und ausserdem liegen zerstreute Pigmentkörner in anderen Teilen dieser Zellen sowie in der Grundschicht. Ausser den polygonalen Zellen finden sich an der Oberfläche der Haut andere rundliche oder ovale Zellen, die kaum so dunkel, sondern mehr grau gefärbt erscheinen. Die Peripherie dieser Zellen ist hell, nach der Mitte zu werden sie allmählich dunkler. Sie sind die Flimmerzellen.

Die Embryonen von R. palustris sind gelblichbraun; am Kopf und am Rücken geht diese Farbe in oliv über. Die gelbe Färbung rührt nicht von einem besonderen Hautpigment, sondern vom Dotter her, und daher zeigt der Bauch diese Farbe am stärksten (Fig. 1). Es kommen bei den Embryonen dieser

Art beträchtliche Schwankungen in Bezug auf Farbe vor, aber sämtliche Eier desselben Klumpens sind immer fast gleich gefärbt. Bei manchen fehlt der gelbe Ton fast ganz; der Dotter ist hier beinahe weiss, die Gesamtfarbe wird dann oliv. Bei anderen dagegen tritt das Gelbe sehr stark hervor, und der Bauch solcher Embryonen erscheint fast orangefarbig, wie bei dem auf Tafel III dargestellten Exemplar. Bei mässiger Vergrösserung (Fig. 5) findet sich dieselbe Mosaikzeichnung wie bei R. sylvatica. Nur sind die Zellen viel heller; einige sind beinahe ohne Pigment und weisen dann die gelbe Dotterfarbe auf, andere dagegen sind braun. Die Flimmerzellen sind sehr deutlich und, indem sie nur wenig Pigment enthalten und über die Oberfläche stark (mehr als bei R. Sylvatica) hervorragen, erscheinen sie wie kleine weisse Papeln [1]). In Schnitten (Fig. 11) ist es klar, dass das Pigment im äusseren Teil der Deckschicht viel geringer ist, als beim Sylvatica-Embryo, wenn es auch noch merklich vorhanden ist.

Von der Anlage der Seitenorgane ist am lebenden Embryo in den früheren Entwicklungsstadien kaum was zu sehen, bis auf einen kleinen Wulst, dorsal- und kopfwärts von der Vorniere, und dies zeigt sich nur bei sehr günstiger Beleuchtung. Die Anlage ist bei Sylvatica-Embryonen unvergleichlich viel stärker pigmentiert als bei Palustris-Embryonen, was an Schnittpräparaten leicht zu konstatieren ist. Durch die dunkel pigmentirte Haut der ersteren lässt sich aber wenig von der Sinnesorgananlage wahrnehmen. Jedoch bei starker Beleuchtung mit direktem Sonnenlicht, am besten bei einer ca. zwanzigmaligen Vergrösserung mittelst eines binokulären Mikroskops, kann man einen schwarzen Strich sehen, der sich während der Entwicklung allmählich von der Vagusgegend nach dem Schwanze zu verlängert. Bei ausgeschlüpften 10 mm langen Larven, die noch lange äussere Kiemen tragen und wo die Haut angefangen hat sich aufzuhellen, werden die einzelnen Sinnesorgane sichtbar. Sie erscheinen

---

[1]) Wenn im Verlauf der Entwicklung die Schwanzflosse sich aufhellt, behalten die Flimmerzellen ihr Pigment und ihr Dottervorrat wird nicht so schnell aufgebraucht, wie in den übrigen Epidermiszellen. Daher treten diese Zellen gegen den durchsichtig gewordenen Hintergrund deutlich hervor, wie Assheton (96) es beschrieben hat.

dann. und noch deutlicher etwas später bei 12 mm langen Larven, die ungefähr vier bis fünf Tage älter sind als das Transplantationsstadium, als kleine schwarze Ringe (Fig. 6), die in eine einfache, nicht ganz regelmässige Reihe an der Seite von der Schwanzachse geordnet sind. Die Epidermiszellen sind bei diesen Larven noch recht stark pigmentiert; deshalb treten die Sinnesorgane nicht sehr deutlich hervor. Die Anordnung des Pigments bei ihnen ist jedoch charakteristisch und wenn gefunden, sind die Organe nicht zu verkennen. Bei starker Vergrösserung (am besten mit der Zeiss'schen Wasserimmersion D*) erweisen sich die Pigmentringe als aus gesonderten kleinen Klümpchen Pigment zusammengesetzt. Jeder Pigmentring liegt in einem kleinen Hof, der etwas heller ist, als die umgebenden Epidermiszellen (Fig. 6. Mittleres Sinnesorgan). Dies zeigt sich sehr deutlich bei tiefer Einstellung; wenn man dagegen genau auf die Oberfläche der Haut einstellt, so sieht man, dass die pigmentierten Epidermiszellen sich doch bis zum Rand des Pigmentrings erstrecken (Fig. 6. Das rechte Sinnesorgan). Innerhalb des vom Ring eingeschlossenen Hofes liegen zerstreute Pigmentkörner oder Haufen derselben. Die Form und Grösse der verschiedenen Pigmentringe schwankt beträchtlich. Einige sind sehr vollständig und die einzelnen Pigmentklümpchen sind kaum zu erkennen. Bei anderen sind letztere sehr deutlich durch kleine, helle, radiäre Linien voneinander getrennt und dann und wann findet sich ein Organ, wo der Ring nicht vollständig ist, sondern eine Lücke an einer Seite aufweist. Von einigen gehen dunkle Strahlen nach der Peripherie des hellen umgebenden Hofes ab. Auch ist die Intensität der Pigmentierung recht variabel. Schnitte zeigen, dass die Sinnesknospen aus drei oder vier Sinneszellen bestehen, die von zwei Reihen dünneren Zellen umhüllt sind (Fig. 18 und 19). In der äusseren Spitze beiderlei Zellen finden sich deutliche Anhäufungen von Pigmentkörnchen (vergl. p. 47). Es ist nicht schwer zu verstehen, wie diese Anordnung des Pigments, wenn von der Oberfläche beobachtet, die soeben beschriebenen ringförmigen Gebilde zeigen würde.

Bei R. virescens, dessen Embryonen auch dunkel pigmentiert sind, treten die einzelnen Sinnesorgane, von der Oberfläche gesehen, als dunkle Pigmentringe hervor; jedoch sind sie nicht so ausgeprägt, wie bei den Larven von R. sylvatica.

Bei jungen Embryonen von R. palustris ist nichts vom Auswachsen der Anlage der Seitenorgane zu sehen. Auch bei Larven von ca. 8 mm Länge, die den Sylvatica-Larven von 10 mm an Alter gleichen, lässt sich wegen Mangel an Pigmentierung meist nichts von den einzelnen Sinnesorganen merken. Etwas später, wenn die Haut mehr aufgehellt ist, sammeln die Sinnesorgane etwas mehr Pigment an (Fig. 7). Die Pigmentflecke sind aber viel heller als bei Sylvatica-Larven und die Ringbildung ist nur schwach angedeutet. Die Beziehungen der Organe zu den Epidermiszellen ist ungefähr wie bei der dunklen Spezies. Die Unterschiede in der Gesamterscheinung sind jedoch sehr stark, wie ein Vergleich der zwei genau nach den lebenden Exemplaren gemachten Abbildungen zeigt. An Schnitten (Fig. 20) ist es klar, dass die Sinnesorgane ganz denselben Bau haben, wie bei R. sylvatica. Nur fehlt den Sinnes- und Umhüllungszellen das Pigment fast gänzlich.

C. Versuche zur Darstellung der normalen Entwicklung.

Durch das Studium einer Reihe normaler Embryonen ist es möglich gewesen, die Entwicklung der Seitenlinie ausfindig zu machen. Mit Hilfe von Transplantationsversuchen ist es aber leicht, den ganzen Entwicklungsverlauf an einem und demselben lebendigen Embryo auf eine viel überzeugendere Weise darzustellen, als es durch die einfache Beobachtung von normalen Exemplaren möglich ist.

Die für diesen Zweck geeigneten Versuche gründen sich auf die soeben beschriebenen Unterschiede in der Pigmentierung der Haut und der Seitenlinie bei Rana sylvatica und R. palustris. Als zweiter wesentlicher Faktor ist der Umstand zu bezeichnen, dass normal gestaltete, zusammengesetzte Embryonen, selbst wenn die Teilstücke verschiedenen Spezies gehören, sich normal entwickeln.[1])

[1]) Born (op. cit. p. 563) hat derartige zusammengesetzte Larven (Rana esculenta mit Bombinator igneus) zwei Wochen am Leben gehalten. Später habe ich solche Larven (hauptsächlich R. virescens mit R. palustris) hergestellt, die Monate lang lebten. Ein Exemplar hat sogar die Metamorphose durchgemacht (Harrison [98], p. 473).

Die Versuchsordnung ist folgende: Der vordere (orale) Teil eines Sylvatica-Embryo wird mit dem hinteren (kaudalen) Teil eines Palustris-Embryo so vereinigt, dass ein zusammengesetztes Individuum normaler Form geschaffen wird (Fig. 1). Je nach der Länge der zwei Bestandteile ist es natürlich möglich, die Vereinigungsfläche in irgend eine Querebene des Körpers zu verlegen. Die Operation gelingt am leichtesten, wenn diese Fläche etwas hinter der Mitte des Rumpfes liegt, aber es ist für den vorliegenden Zweck geeigneter, die Vereinigungsfläche im vorderen Rumpfgebiet kurz hinter die Vornierenwülste zu verlegen.

Experiment F_{42}. — In diesem Versuch erfolgte die Zusammensetzung in 0,4 prozentiger Kochsalzlösung. Nach Verlauf von zweiundeinviertel Stunden wurden die Drahtstücke weggenommen, und zwei Stunden später, nachdem der Embryo sich etwas vom Druck erholt und seine normale Form wieder angenommen hatte, wurde er gezeichnet (Fig. 1). Zu der Zeit war die Wunde bis auf eine kleine Fläche am Bauch und eine schmale Spalte an der linken Seite geheilt; am nächsten Vormittag, etwa dreiundzwanzig Stunden nach der Operation, waren diese beiden offenen Stellen von der Epidermis überwachsen. Gegen Mittag zeigte sich bei schwacher Vergrösserung ein dunkler Fortsatz, die Anlage der Seitenlinie an der Grenze zwischen den zwei Teilstücken; dieser ragte auf dem Niveau der Muskelplatten von dem dunklen Sylvatica-Kopfstück in das helle Gewebe des Palustris-Komponenten hinein.

Drei Stunden später (neunundzwanzig Stunden nach der Operation) wurde das Exemplar wieder gezeichnet (Fig. 2). Wie hier gezeigt, ist der Schwanz beträchtlich gewachsen. Die dunkle Epidermis des Kopfstückes hat sich etwas schwanzwärts verschoben und bedeckt jetzt dementsprechend einen kleinen Teil der tiefer liegenden Gebilde vom hellen Schwanzbestandteil. Die Anlage der Seitenlinie hat sich merklich verlängert und erscheint jetzt als ein dunkler Strich, der sich vom Kopfstück aus, der axialen Muskulatur entlang, weit in das Schwanzstück hinein erstreckt. Diese Anlage ist nicht so deutlich zu sehen, wie die Grenze zwischen der hellen und der dunklen Haut; genaue Einstellung zeigt, dass die Anlage nicht an der Ober-

fläche liegt, sondern von der Epidermis bedeckt ist. Verfolgt man die Seitenlinie nach dem Kopf zu, so ist sie unter der dunklen Haut, die die helle Palustris-Unterlage bedeckt, noch recht deutlich; wo aber die dunkle Haut auf der dunklen Unterlage liegt, ist die Linie kaum zu sehen und dann nur bei sehr günstiger Beleuchtung, wie bei normalen Sylvatica-Embryonen.

Der Verlauf von noch vierundzwanzig Stunden bringt wieder bedeutende Veränderungen in der Gestalt des Versuchsembryo hervor (Fig. 3). Die Haut vom Kopfkomponenten hat sich beträchtlich weiter nach dem Schwanz zu über den Palustris-Rücken hinweg verschoben. Die Seitenlinie ist nun bis zur Mitte des Schwanzes ausgewachsen; sie verläuft fast schnurgerade bis auf das angeschwollene Ende, wo sie leicht dorsalwärts biegt. Bei manchen anderen Exemplaren verläuft die Seitenlinie weniger gerade und die dorsale Neigung des wachsenden Endes ist stärker.

Während des nächsten Tages war die Temperatur beträchtlich gefallen und die Entwicklung des Embryo dementsprechend verlangsamt. Die Seitenlinie ist aber etwas weiter nach der Schwanzspitze zu gewachsen und im proximalen Teil der Linie, bis hinter der Gegend des Afters, sind die einzelnen Sinnesorgane als kleine, schwarze Pigmentflecke deutlich sichtbar.

Am nächsten Tag, nachmittags, etwa vier Tage sechs Stunden nach der Operation, ist das Auswachsen der Seitenlinie ungefähr beendet. Das Tier hat sich inzwischen gut entwickelt (Fig. 4). Das Auge wird deutlich, das Operculum fängt an, die äusseren Kiemen zu bedecken. Der Kopf und der Rumpf der Larva runden sich ab. Der Schwanz hat sich entfaltet und ist recht durchsichtig geworden, sodass der Blutkreislauf deutlich zu beobachten ist. Die Bewegungen des Tieres sind für sein Alter gut coordiniert. Die Seitenlinie zeigt sich jetzt als eine Reihe schwarzer Punkte, die einen ganz charakteristischen Verlauf hat. Im Rumpf und im proximalen Teil vom Schwanz liegt sie auf einer der dorsalen Fläche der Chorda dorsalis entsprechenden Höhe. Dann biegt sie dorsalwärts, erreicht die dorsale Kante der Muskelplatten und verläuft dort beinahe bis zur Spitze der Schwanzachse. Die dorsale Biegung der Seitenlinie ist in dem abgebildeten Exemplar etwas schärfer, als in den meisten Fällen und findet etwas weiter distalwärts statt, als gewöhnlich.

Die einzelnen Sinnesorgane sind nicht ganz regelmässig angeordnet. Sie sind nicht gleich von einander entfernt und es ist klar, dass sie keine bestimmten Beziehungen zu den Körpersegmenten haben. Am Rumpf sind sie im allgemeinen beträchtlich weiter von einander als im distalen Teil des Schwanzes. In der hellen Palustris-Epidermis waren im Ganzen 84 Pigmentflecken zu zählen. Bei starker Vergrösserung (Wasserimmersion D*. von Zeiss) zeigen sich die einzelnen Organe sehr deutlich (Fig. 8). Man sieht, dass sie vollständig den Habitus von reinen Sylvatica-Organen haben (Fig. 6). Die Pigmentringe treten aber, des hellen Hintergrundes wegen, viel deutlicher als bei dem normalen Sylvatica-Embryo hervor. Vergleicht man, dagegen, die Sinnesorgane der zusammengesetzten Larva mit denen einer normalen Palustris-Larva (Fig. 1), so ist der Unterschied sehr auffallend, obgleich die Umgebung der Organe, die in beiden Fällen aus Epidermiszellen von Palustris Herkunft besteht, vollständig gleich ist.

Diese an lebendigen Embryonen bezw. Larven gemachten Beobachtungen wurden an Schnittpräparaten kontrolliert und fanden dort eine vollständige Bestätigung. Einige zusammengesetzte Exemplare in verschiedenen Stadien wurden konserviert, und in Frontalschnitte zerlegt. Die Untersuchung von einem jüngeren Exemplar[1]) stellte es vollständig sicher, dass der oben beschriebene dunkle Strich in der Wirklichkeit die Seitenlinie war. Ein älteres Exemplar[2]) zeigte ebenfalls sehr deutlich im ganzen Schwanz Sinnesorgane (Fig. 21), die den normalen Sylvatica-Organen (Fig. 18) vollkommen glichen, und sich durch ihre Pigmentierung von den normalen Palustris-Organen unterschieden (Fig. 20). Die Unterschiede zwischen den ausgebildeten Sinnesorganen zeigen sich jedoch nicht so deutlich an Schnitten wie am lebenden Tier.

Die oben beschriebenen Entwicklungserscheinungen wurden wiederholt beobachtet, sogar in allen sich normal entwickelnden Fällen, einerlei ob die Teilstücke im vorderen Teil des Rumpfes oder an der Schwanzwurzel zusammengesetzt wurden. Die einzigen Fälle, wo das Auswachsen der Seitenlinie ausblieb,

---

[1]) M43.

[2]) M40.

waren diejenigen, bei welchen das Zusammenheilen der Stücke so ungenau erfolgte, dass beträchtliche Narben entstanden, die ein Hindernis für das Wachsen der Anlage bildeten, oder solche, wo die Tiere durch die Operation angegriffen waren und späterhin zu Grunde gingen.

Das Wesentliche des obengeschilderten Entwicklungsverlaufes der Seitenlinie bei den zusammengesetzten Embryonen ist, dass die Anlage sich zuerst an der Grenze zwischen den Teilstücken deutlich sichtbar macht, sich von dort aus allmählich nach der Schwanzspitze zu ausdehnt, und schliesslich sich in eine Reihe Sinnesorgane zerteilt, die die spezifischen Eigenschaften der Spezies, der das Kopfstück angehört (R. sylvatica), haben. Es ist dies ein vollständig entscheidender Beweis, dass die Anlage der Seitenlinie aus Material besteht, das seinen Ursprung in der Kopfgegend des Embryo hat. Lässt sich nun daraus schliessen, dass dies der normale Entwicklungsmodus bei natürlichen d. h. nicht zusammengesetzten Embryonen ist?

Es ist schon oben betont, dass die Entwicklung der betreffenden zusammengesetzten Embryonen normal verläuft. Allerdings treten oft gewisse Degenerationserscheinungen einige Wochen nach der Zusammensetzung bei solchen heteroplastischen Individuen auf, was vielleicht auf eine gegenseitige Unverträglichkeit von Gewebsteilen verschiedener Spezies zurückzuführen ist[1]. Dies kann jedoch die Bedeutung der Tatsache nicht beeinträchtigen, dass das morphologische Verhalten der zusammengesetzten Embryonen in allen zu beobachtenden Einzelheiten dem des normalen Embryo vollständig gleicht, und um so mehr als die betreffenden Störungen erst geraume Zeit nach der Vollendung der Entwicklung der Seitenlinie auftreten.

Wie aus der Untersuchung von zusammengesetzten Embryonen zu ersehen ist, finden beträchtliche Verschiebungen nicht nur in der Anlage der Seitenlinie, sondern auch in einer Reihe anderer Gewebe und Organe während der Entwicklung statt. Diese Verschiebungen sind sehr konstant. Die Epidermis gleitet z. B. nach der Schwanzspitze zu[2], und zwar mehr am Rücken als am Bauch (Fig. 3 u. 4), und umsomehr je weiter die betreffende

[1]) Vergl. Harrison 98, p. 476.

[2]) l. c., p. 436.

Stelle vom Kopf entfernt ist. Die axiale Muskulatur verschiebt sich im Vergleich mit der Ausdehnung der Bauchhöhle auch etwas distalwärts. Es wäre nun möglich, dass diese Lageveränderungen, einschliesslich der der Seitenlinie, doch nicht normal seien, dass sie etwa durch das Vorwiegen der Gewebe der einen Spezies denen der anderen gegenüber, und das daraus erfolgende Verdrängen der schwächeren, zu erklären seien. Gegen diese Möglichkeit spricht aber der Umstand, dass sich keine degenerierenden Zellen an der Grenze zwischen den zwei Bestandteilen finden, wie zu erwarten wäre, wenn die Gewebsteile der einen Spezies durch die der anderen ersetzt wurden. Wo die Grenzen der zwei Komponenten zu erkennen sind, wie im Darm, in der axialen Muskulatur, im Centralnervensystem und vor allem in der Epidermis (Fig. 8 u. 24), sind die Zellen der zwei Arten genau in einander gefügt und sehen normal aus. Die Abbildung (Fig. 8) stellt eine kleine Fläche der Oberhaut des Bauches von einem lebenden zusammengesetzten Embryo einen Tag nach der Operation dar. Die dunklen Sylvatica-Zellen (rechte Seite der Figur) grenzen sich scharf gegen die hell-braunen Palustris-Zellen ab. Die gelbe Zone, die von dunklen Zellen überzogen ist, ist ein Ausdruck der Verschiebung der Sylvatica-Haut über den gelben Palustris-Dotter hin. Es ist klar, dass keine Mischung der Gewebsteile der zwei Komponenten stattgefunden hat. Die Zellen passen sich gegenseitig sehr genau an, behalten aber dabei ihre spezifischen Eigenschaften, die sich in dem abgebildeten Stadium durch die Pigmentierung, später aber auch an Eigentümlichkeiten im Cuticularsaum geltend machen. Eine zweite Tatsache, die entscheidend gegen den oben vermuteten Einwand spricht, ist, dass die genannten Verschiebungen der Gewebsteile ganz unabhängig von der besonderen Spezies der Komponenten erfolgen. Ähnliche Zusammensetzungen zweier Teilstücke, ob Sylvatica mit Palustris, Palustris mit Sylvatica oder eine von diesen Arten mit Virescens, zeigen immer ähnliche Wachstumserscheinungen im Verlauf der Entwicklung. Die Verschiebungen der Haut gehen immer nach der Schwanzspitze zu, und was uns hier besonders interessiert, es erscheint die Seitenlinie bei Embryonen mit Palustris-Kopf- und Sylvatica-Schwanz-Stück als ein helles Stück in einem dunklen Felde; wegen der starken Haut-

pigmentierung des Schwanzes ist sie indessen lange nicht so deutlich, wie bei der umgekehrten Combination, und auch nur bei günstiger Beleuchtung, zu beobachten.

Es fehlt also jeglicher Grund, der für die Annahme sprechen könnte, dass die Teilstücke von zusammengesetzten Embryonen sich bei ihrer Entwicklung anders verhalten als dieselben Teile im unversehrten Körper. Im Gegenteil ist eine vollständige Übereinstimmung von beiden in allen Einzelheiten zu konstatieren. Wir können somit in dem Schluss ganz sicher sein, dass die Entwicklungsvorgänge, die Dank der verschiedenen Färbungen bei zusammengesetzten Embryonen sichtbar werden, auch bei der Entwicklung normaler Embryonen stattfinden.

D. Versuche zur Analyse der Entwicklungsvorgänge.

Als wichtige Ergebnisse der vorhergehenden Beobachtungen an normalen, sowie an zusammengesetzten Embryonen normaler Gestalt, sind die Tatsachen anzusehen, dass die Anlage der Seitenorgane bei ihrer Entwicklung einen langen Weg vom Kopf bis zum Schwanz zurücklegt; und dass sie dabei in einer bestimmten Bahn bleibt, die als normale Entwicklungs- oder Wachstumsbahn bezeichnet werden kann. Es fragt sich nun, wodurch diese Bahn bestimmt wird; und ferner ob die bei der Entwicklung der Sinnesorgane auftretenden Bewegungs- und Differenzierungserscheinungen auf Einflüsse seitens der übrigen Teile des Organismus und vor allem der Seitennerven, zurückzuführen sind, oder ob sie durch der Anlage selber innewohnende Fähigkeiten zustande kommen.

Für die Lösung der Frage, welche Bedingungen für die Herstellung der Verbindung zwischen Ganglienzelle und Sinneszelle von Wichtigkeit sind, eignet sich unser Versuchsobjekt leider wenig; denn zur Zeit, wo diese Verbindung durch das Auswachsen der Nervenfasern aus den Ganglienzellen geschlossen wird, sind die Anlagen des Ganglions und der Sinnesorgane so nahe bei einander gelegen, dass ein operativer Eingriff gegen die eine, ohne die andere zu verletzen, schwer auszuführen wäre. Die Tatsache, dass die Vagusfasern nur eine sehr kurze Strecke zu wachsen haben, um ihre Endorgane zu erreichen, mindert jedoch die Schwierigkeit im Verständnis dieses Entwicklungs-

vorganges. Dass einige Vagusfasern sich schliesslich bis zu Endorganen erstrecken, die an der Schwanzspitze gelegen sind, ist dann bloss als eine Begleitserscheinung der Wanderung der Sinnesorgananlage aufzufassen. Der aktive Vorgang ist demgemäss die Bewegung der Sinnesorgananlage. Unsere Aufmerksamkeit ist also in erster Linie darauf zu lenken.

1. Einfluss des Nervensystems.

Die Tatsache, dass die Verbindung zwischen Ganglienzelle und Sinneszelle hergestellt wird, ehe die Wanderung und die Differenzierung der Anlage der Seitenlinie anfangen, könnte so gedeutet werden, dass das Nervensystem einen Einfluss auf diese Entwicklungsvorgänge ausübte. Die folgenden Versuche wurden angestellt, um die Haltbarkeit dieser Vermutung zu prüfen.

a. Beschreibung der Fälle.

Experiment MQ_8. — Der Kopf und Vorderrumpfteil eines Sylvatica-Embryo wurde mit dem Hinterrumpf eines Palustris-Embryo wie im soeben beschriebenen Versuch vereinigt (Fig. 1). Nach Verlauf von 27 Stunden, d. h. als die dunkle Anlage der Seitenlinie sich an der Grenze der Palustris-Epidermis sichtbar machte, wurde der Kopf des Embryo hinter dem Vornierenwulst abgeschnitten, um das Vagusganglion sicher zu entfernen. Da

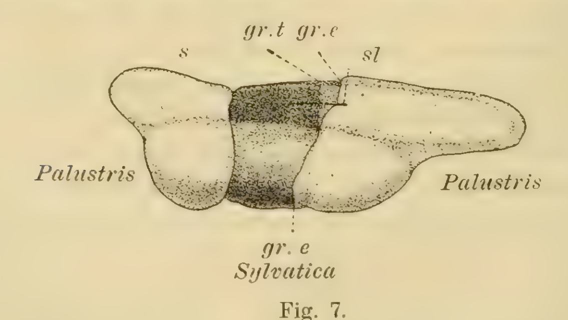


Fig. 7.

Experiment MQ_8. Nach der Anheilung des zweiten Schwanzes (s) an der Stelle des abgeschnittenen Kopfes. sl. = Seitenlinie, gr. e. = Grenze zwischen der Sylvatica und Palustris-Epidermis: gr. t. = Grenze zwischen den Muskelplatten bezw. Dotter der zwei Komponenten.

die zusammengesetzten Embryonen noch lange nach Operationen empfindlich bleiben, wurde ein Schwanzstück von einem anderen Embryo an die Wundfläche angeheilt, und so das Auslaufen des Dotters und das mögliche Absterben des Geschöpfes verhindert. (Textfig. 7). Am nächsten Tag liess sich die Seitenlinie bis hinter die Aftergegend verfolgen. Einen Tag darauf, oder 44 Stunden nachdem der Kopf abgeschnitten wurde, fand sich eine Reihe deutlich zu erkennender Pigmentringe, die einzelnen Sinnesorgane, die sich in der normalen Weise fast bis zur Spitze der Schwanzachse erstreckten (Textfig. 8). Der Embryo wurde dann

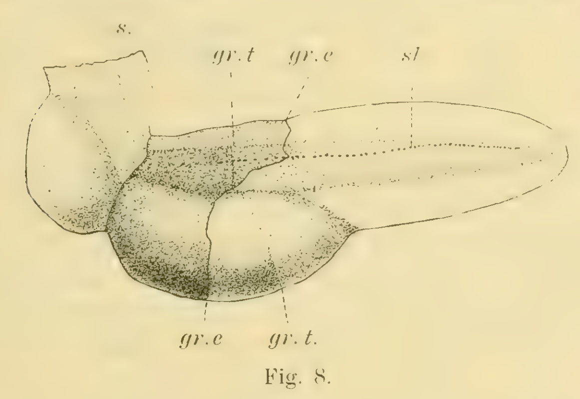


Fig. 8.

Experiment MQ8. Zwei Tage nach dem in Fig. 7 dargestellten Stadium. Bezeichnungen wie in Fig. 7. × 9,5.

eingelegt und nachträglich in eine Serie Frontalschnitte zerlegt. Die Sinnesorgane erweisen sich an den Schnittpräparaten zum grössten Teil als normal (Fig. 22 u. 24), obgleich sie ihre völlige Ausbildung wegen der kurzen Lebensdauer nicht erreicht haben. Der Seitennerv ist aber fast verkümmert (Fig. 24); es sind nur wenige Fasern vorhanden. Diese fangen etwas distalwärts von der Narbe an, wo der Kopf abgeschnitten wurde und erstrecken sich nur ein wenig weiter als die Grenze zwischen der Sylvatica- und der Palustris-Haut, während die Reihe Sinnesorgane um etwa dreissig Körpersegmente weiter verläuft. Dagegen erreichen die Nervenfasern bei normalen Embryonen in jedem Stadium fast das wachsende Ende der Seitenlinie. Die ungewöhnlich stark pigmentierten, spindelförmigen Scheidezellen (Sch. z.) sind am proximalen Teil der Nerven in ungefähr normaler

Anzahl vorhanden, aber distalwärts von der Sylvatica-Haut grenze nehmen sie rasch an Zahl ab. Einige wenige von diesen Zellen erstrecken sich etwas weiter distalwärts als die Reste der Achsenzylinder, was auch nicht bei normalen Embryonen vorkommt. Im distalen Teil der Seitenlinie fehlen die Scheidezellen gänzlich. Diese Erscheinungen sind folgendermassen zu erklären: Schon zur Zeit der Abschneidung des Kopfes waren einige Nervenfasern sowie Scheidezellen in der Anlage der Seitenlinie vorhanden, und diese erstreckten sich bis zur Epidermis-Grenze, wie Schnitte von normalen Embryonen zeigen. Sie sind bei der weiteren Entwicklung nach der Köpfung des Tieres geblieben und sind offenbar beim Wandern der Anlage etwas mitgezogen worden, und wegen etwaiger eigener Bewegungsfähigkeit die Scheidezellen weiter als die Achsenzylinder.

Experiment MQ6. — In diesem Versuch wurde der Zusammenhang zwischen Vagusganglion und der Anlage der Seitenlinie auf eine etwas andere Weise unterbrochen. Ein zusammengesetzter Embryo (Sylvatica-Kopfstück mit Palustris-Schwanzstück) wurde auch bei diesem Experiment benutzt. Als die Seitenlinie nach Verlauf von ca. 27 Stunden die Grenze zwischen der Sylvatica- und der Palustris-Epidermis überschritt,

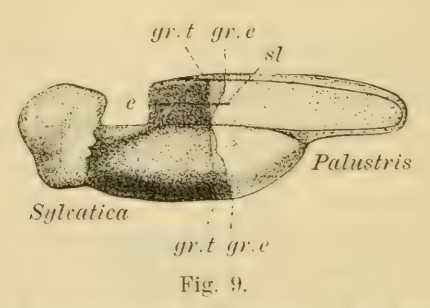


Fig. 9.

Experiment MQ6. Unmittelbar nach Entfernung des Ganglions durch den Einschnitt (e) im Rücken. Bezeichnungen wie in Fig. 7. × 9,5.

wurde ein Stück aus dem Rücken des Embryo herausgeschnitten (Textfig. 9). Wenn auch das Vagusganglion durch diesen Schnitt nicht ganz entfernt war, so war wenigstens die Möglichkeit einer Wiederherstellung der Verbindung zwischen ihm und der Anlage der Sinnesorgane beseitigt. Nach Verlauf von 26 Stunden war die Anlage fast bis zur Schwanzspitze hervorgewachsen (Textfig. 10),

und zwei Tage nach der zweiten Operation bildeten die durch ihre Pigmentierung ausgezeichneten Sinnesorgane eine normal verlaufende Reihe. Im übrigen schien der Embryo nicht gesund zu sein. Der Körper war beträchtlich geschwollen und die Kiemen atrophisch, obgleich das Blut noch darin zirkulierte.

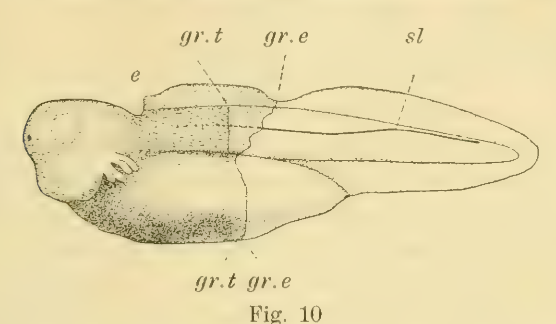


Fig. 10
Experiment MQ_6. 26 Stunden nach Entfernung des Vagus (Vergl. Fig 9). Bezeichnungen wie in Fig. 7 und Fig. 9. × 9,5.

Der Embryo wurde dann eingelegt, und wie der vorher beschriebene an Frontalschnitten untersucht. Angesichts des kränklichen Zustandes des Embryo, ist es nicht zu verwundern, dass die Sinnesorgane vielfach nicht normal entwickelt sind. Sie sind teilweise nicht vollständig ausgebildet. Die Zellen sind bei einigen nicht regelmässig geordnet, und die Anordnung des Pigments ist nicht immer normal. Die Sinnesorgane erreichen vielfach nicht die Oberfläche der Haut, sondern sie bleiben von der Deckschicht überzogen; oder es bildet sich ein Bläschen ausserhalb der Sinnesknospe, das nicht zur Oberfläche durchbricht. Unter allen diesen atypisch gebauten Sinnesorganen finden sich aber solche, die normal erscheinen. Das Verhalten der Seitennerven ist wie im vorher beschriebenen Fall; es sind sehr wenige Fasern und distalwärts von der Hautgrenze fast keine Schwann'sche Zellen vorhanden.

Experiment MQ_5. — Dieser Fall, der genau wie der zweite behandelt wurde, zeigte, wie jener, das Wachstum der Seitenlinie und die Differenzierung der einzelnen Organe. Dieses Exemplar wurde auf die feineren Verhältnisse hin mittelst Schnitte nicht untersucht.

Ausser den obigen wurden auch andere Versuche ausgeführt, die aber, wie es sich später herausstellte, nicht ganz einwandsfrei

verliefen, obgleich sie zu ähnlichen Resultaten führten. Bei den ersten Versuchen, die ich zu diesem Zweck anstellte, wurde nämlich der Kopf des zusammengesetzten Embryo unmittelbar hinter der Vagusgegend abgeschnitten. Die Seitenlinie entwickelte sich normal in den drei Fällen, die so behandelt wurden. Zwei Exemplare[1]) davon, mitsamt den gleich nach dem Abschneiden eingelegten Köpfen, wurden an Frontalschnitten untersucht. Die Schnitte zeigten, dass das Vagusganglion vollständig vom Rumpfteil entfernt war, weisen aber in beiden Fällen einige am proximalen Teil des Seitennervenrestes befindliche sporadische Ganglienzellen auf. Bei dem einen Exemplar sind zwei solche Zellen auf jeder Seite vorhanden, wovon eine, ein Prachtexemplar von einer bipolaren Zelle, an der Seite des Nerven liegt, und eine zentrifugale Faser in den Seitennerv entsendet. Die Bedeutung von diesen Zellen ist nicht klar. Sie kommen in seltenen Fällen am Lateralisstamm von normalen Larven, häufiger aber bei zusammengesetzten, vor.

Eine andere Reihe Experimente wurde auf eine einfachere Weise ausgeführt, indem normale, d. h. nicht zusammengesetzte Embryonen dazu benutzt wurden. Solche Versuche haben jedoch den Nachteil, dass man aufs Geratewohl operieren muss, da es hier unmöglich ist, durch direkte Beobachtung die Ausdehnung der Seitenlinie zur Zeit der Operation mit Sicherheit zu bestimmen. Wie zu erwarten war, fiel deshalb die Mehrheit dieser Experimente negativ aus. Sechs von diesen Fällen wurden an Schnitten untersucht. Bei dreien war nichts von der Seitenlinie aufzufinden, die Anlage war offenbar bei der Operation verletzt. Ein Fall[2]), ein Palustris-Embryo, zeigte eine normal entwickelte Seitenlinie, und dabei keine sporadischen Ganglienzellen am Rest des Vagusstammes.

Die zwei übrigen Fälle sind von besonderer Wichtigkeit. Beide von diesen sind Sylvatica-Embryonen, und bei beiden wurde das Vagusganglion durch das Herausschneiden eines keilförmigen Stückes aus dem Hinterkopf entfernt (Textfigur 11).

---

[1]) MQ_1 und MQ_3.

[2]) Q_6.



Fig. 11.

Experiment Q_7. Trennung der Kontinuität des n. lateralis durch Einschnitt im Hinterkopf. × 9,5.

Experiment Q_9. — Dieses Exemplar wurde erst sechs Tage nach der Operation eingelegt. Es hatte sich fast normal entwickelt, zeigte aber am Kopf immer eine deutliche Narbe. Es konnte recht gut schwimmen, obgleich es, wenn in Ruhe, gewöhnlich auf der Seite lag. Die Seitenlinie der rechten Seite zeigte sich am fünften Tag, als eine normal verlaufende Reihe Sinnesorgane. Auf der anderen Seite war am lebenden Tier nichts davon zu erkennen. Die Untersuchung von Frontalschnitten zeigte, dass das Lateralganglion an beiden Seiten vollständig entfernt war. Spuren von einem Seitennerven sind in der ganzen Ausdehnung der Seitenlinie überhaupt nicht zu erkennen. Es sind nicht einmal die Reste der Scheidezellen, die in anderen Fällen vorhanden waren, aufzufinden, was sich wohl daraus erklärt, dass dieses Exemplar beträchtlich länger am Leben gehalten wurde als die anderen. Die Sinnesorgane sind zum grossen Teil normal entwickelt, und zeigen eine höhere Differenzierung als im Fall (MQ_8) der oben, p. 72, beschrieben wurde. Die Pigmentierung ist normal und die Sinneszellen zeigen in manchen Sinnesknospen auch die kegelförmig zugespitzten äusseren Enden, und in einigen Fällen sogar die Sinneshaare. In einigen von den Sinnesorganen sehen die Sinneszellen etwas geschrumpft aus, und in einigen ist die Differenzierung der Sinneszellen nicht ganz vollkommen. Es ist wahrscheinlich, dass die Funktionslosigkeit schon den Anfang einer Degeneration, wenigstens in einigen Sinnesorganen, hervorgerufen hat.

Experiment Q_7. — Dieses Exemplar ist so merkwürdig, dass es zu einer besonderen Klasse gehört. Äusserlich war es nicht von dem zuletzt beschriebenen Fall zu unterscheiden. Vier Tage nach der Operation zeigten sich die Sinnesorgane an der linken Seite, und bildeten eine normale Reihe. Die Larve wurde fünf

Tage nach der Operation eingelegt und dann mittelst Sagittalschnitte untersucht. Es stellte sich heraus, dass ein kleiner Teil des Vagusganglions noch besteht, dass aber keine Spuren von einem Seitennerv vorhanden sind. Die Sinnesorgane sind normal entwickelt. Das merkwürdige am Tier liegt im Verhalten der Strangfasern des Rückenmarkes bezw. Gehirns. Das Medullarrohr ist bei der Operation vollständig durchschnitten worden. Wie in anderen ähnlichen Fällen sind die Strangfasern aus den abgeschnittenen Enden vom Mark in das Mesenchymgewebe hineingewachsen, und breiten sich in verschiedenen Richtungen aus. In diesem Fall geht ein sehr deutlich abgerundetes Bündel Fasern vom Rückenmark an die Haut heran, erreicht den Anfang der Seitenlinie und verläuft von dort an genau wie ein normaler Seitennerv an der Sinnesorganreihe entlang. Die Fasern lassen sich durch ca. vierzehn Myomeren, also bis auf den Schwanz verfolgen. Ein anderes Bündel Fasern tritt aus dem verlängerten Mark an die Seitenorgane des Facialis-Gebietes heran. Es ist von grosser Wichtigkeit, zu merken, dass das aus dem Rückenmark stammende Bündel, das die Stelle des Seitennerven vertritt, keine Schwann'schen Scheidezellen aufweist. Ein paar solcher Zellen finden sich im distalen Teil von der Seitenlinie, weiter distalwärts als die eben besprochenen Nervenfasern. Diese sind wohl die Zellen, die schon am Nervenstamm vorhanden waren ehe das Vagusganglion entfernt wurde.

1. Erörterung der Resultate.

Bei der Besprechung dieser Versuche sind zunächst einige mögliche Fehlerquellen zu berücksichtigen. Es kann nämlich sehr leicht vorkommen, besonders wenn man nur einen Einschnitt im Hinterkopf macht, dass das Ganglion nicht ganz entfernt wird. In solchen Fällen kann eine Verbindung zwischen den zurückgebliebenen Ganglienzellen und der Anlage der Seitenlinie wiederhergestellt werden, wobei natürlich der Einfluss vom Ganglion nicht ausgeschlossen sein würde. Die Ganglienzellen, die bisweilen sporadisch am Lateralisstamm auftreten, könnten das entfernte Ganglion vertreten und gleichfalls zu irrtümlichen Schlüssen führen. Diese Fehlerquellen sind jedoch durch die Kontrolle an Serienschnitten auszuschliessen, und in der Tat ist

eine genügende Anzahl Fälle zur Beobachtung gekommen, wo überhaupt keine Ganglienzellen in der Nähe der Seitenlinie zu finden waren, wo aber die Anlage auswuchs und sich in Sinnesorgane differenzierte. Es gibt bei diesem Experiment auch eine Reihe Zufälle, die zu negativen Resultaten führen: bei der Entfernung des Ganglions ist es leicht möglich, zu nahe am wachsenden Ende der Seitenlinie zu schneiden und sie so zu zerstören; Narben an der Verwachsungsfläche können das weitere Auswachsen der Anlage verhindern; auch bei schwächlichen zusammengesetzten Exemplaren bleibt das Auswachsen manchmal aus. Die Fälle, die sich als positiv ergeben, auch wenn sie weniger zahlreich sind als die negativen, genügen jedoch, um die letzteren zu entkräften, besonders da die negativen Resultate meist auf zufällige Missgriffe in der technischen Ausführung der Versuche beruhen. Wir brauchen somit blos die positiven Ergebnisse zu berücksichtigen.

Die Versuche zeigen vor allem, dass sämtliche ontogenetische Vorgänge, die bei der normalen Entwicklung der Seitenlinie auftreten, nämlich, das durch Zellteilung und Zellwanderung zustande kommende Auswachsen der Anlage, die Sonderung der Anlage in Zellgruppen um die einzelnen Sinnesorgane zu bilden, und die Differenzierung dieser Zellen in Sinneszellen und Umhüllungszellen, auch ohne Einfluss vom Nervensystem, speziell vom Vagusganglion, stattfinden. Daraus ergibt sich die Hinfälligkeit der Annahme, dass ein formativer Reiz vom Nervensystem her nötig sei, um diese Entwicklungsvorgänge hervorzurufen.

Diese Ermittelung gewinnt um so mehr an Interesse, als die Frage der Einwirkung des Nervensystems bei der Ontogenese vielfach in der letzten Zeit zur Erörterung gekommen ist. So ist Herbst[1]) unter anderem speziell auf die Beziehungen zwischen Nerv und Sinnesorgan während der Entwicklung eingegangen; mit Berücksichtigung der früheren Angaben versucht dieser Forscher die Hypothese zu begründen, dass die sensiblen Nerven formbildend auf die künftigen Sinneszellen wirken[2]). Herbst bekennt jedoch, dass die zum sicheren Beweis dieser Hypothese not-

---

[1]) Herbst, Formative Reize. Leipzig 1901.

[2]) Op. cit. p. 105.

wendigen Tatsachen nicht vorliegen, und gibt ganz zutreffende Gründe, weshalb die einzelnen Angaben nicht imstande sind, den erwünschten Beweis zu liefern. In Bezug auf die Entwicklungsgeschichte wird angeführt: erstens eine Äusserung von v. Kölliker (85), die Stiftchenzellen in der Epidermis und die Seitenorgane von Kaulquappen betreffend, „dass es denkbar wäre, dass gewisse Epithelzellen unter dem Einfluss der mit ihnen sich vereinenden Nervenenden zu besonderen Sinnesorganen sich umbildeten“; und zweitens, Angaben über die Entstehung der Grandry'schen und Herbst'schen Körperchen, die nach Angaben von Szymonowicz (97) durch die Umbildung von Bindegewebszellen zu Tastzellen unter Einfluss der Nervenfasern erfolgt. Szymonowicz begründet diesen Schluss auf das zeitliche Zusammentreffen des Einwachsens der Nervenfaser mit dem Anfang der Differenzierungserscheinungen in den Endkörperchen[1], was aber gänzlich ungenügend ist, um einen kausalen Zusammenhang der Vorgänge zu beweisen.

Die Experimente von v. Vintschgau und Hönigschmied (77) und von Meyer (97), wobei der vollständige Schwund der Geschmacksknospen auf die Durchschneidung des n. glossopharyngeus erfolgte, sowie eine Anzahl von Herbst zitierte Beobachtungen aus dem Gebiet der Pathologie[2], beweisen nur, wie Herbst zugibt, dass das Intakt-

[1]) Szymonowicz macht die interessante Beobachtung, dass gerade zur Zeit der Differenzierung der Sinneskörperchen eine besondere Art Endverzweigung an den dazu gehörigen Nerven auftritt; er deutet diese Erscheinung folgenderweise (op. cit. p. 356). „Auf Grund meiner Präparate bin ich zu der Hypothese gelangt, dass diese feinsten Endverzweigungen, welche wir am 21.—23. Tage der Entwicklung gesehen haben, eine spezielle Vorrichtung darstellen, welcher die Aufgabe obliegt, mit den Bindegewebszellen auf einer möglichst grossen Fläche in unmittelbaren Kontakt zu treten und in denselben durch einen besonderen nervösen Reiz eine Veränderung der Form und Struktur zustande zu bringen, welche die Zellen befähigt, die Funktion der Tastzellen zu übernehmen. Für diese Hypothese scheint auch der eigentümliche Umstand zu sprechen, dass diese Endverzweigungen, sobald die Differenzierung ziemlich stark ausgeprägt ist, also etwa am 23. Tage, spurlos verschwinden. Ihre kurze Existenz fällt also eben mit der Differenzierung zusammen und man ist wohl zur Annahme berechtigt, dass wir es hier nicht mit einem zufälligen, zeitlichen Verhältnis, sondern mit einem Kausalnexus zu tun haben.“

[2]) Vergl. Herbst, op. cit. p. 104.

sein des Nerven für die Erhaltung der Sinneszellen nötig ist, und nicht dass letztere etwa unter Einfluss der Nervenfasern entstanden sind. Die Annahme einer formbildenden Wirkung des Nervensystems bei der Differenzierung der Sinnesorgane beruht also bloss auf gewissen Analogien mit den Erfahrungen der Physiologie, und auf dem Mangel eines Beweises für die gegenteilige Ansicht. Herbst hat somit vollständig Recht, wenn er sagt, dass Experimente an einem geeigneten Material das letzte Wort zu sprechen haben werden. Ich glaube ein entscheidendes Experiment geliefert zu haben, das wenigstens für das System der Seitenorgane zeigt, dass die Nervenfasern keinen wesentlichen Einfluss auf die ontogenetischen Vorgänge ausüben. Man ist also nicht nur unberechtigt, aus den Ergebnissen von Durchschneidungsversuchen an erwachsenen Tieren oder aus Angaben über Degenerationen nach Nervenläsionen zu schliessen, dass die Nerven bei der Ontogenie formativ wirken, sondern man wird auf Grund der Ergebnisse der hier beschriebenen Versuche über den Effekt der Durchschneidung des Vagus bei jungen Embryonen zum Schluss gezwungen, dass, wenigstens was das Nervensystem anbetrifft, die ontogenetischen Vorgänge von ganz anderen Bedingungen beeinflusst werden, als den für die blosse Erhaltung der Funktionsfähigkeit notwendigen. Wir finden also hier eine weitere Berechtigung für die von Roux[1]) aufgestellte Hypothese, wonach die „Entwicklungsfunktionen" eines Organismus den blossen „Erhaltungsfunktionen" gegenübergestellt werden.

Schaper[2]) ist auf Grund seiner Experimente über den Effekt vom Herausschneiden des Gehirns auf die weitere Entwicklung der Froschlarve auch zu einem ähnlichen Schluss gekommen. Doch handelt es sich bei den Schaper'schen Versuchen mehr um den allgemeinen Einfluss eines Defekts im Nervensystem auf die Entwicklung des Organismus, als um den direkten Einfluss des Fehlens eines Nerven auf die Entwicklung des normalerweise

[1]) Roux, Gesammelte Abhandl. Bd. II, p. 979—80. „Also die ‚normalen' **Entwicklungsfunktionen** sind anfangs an einzelne, von der Entwickelung selber gesonderte Teile gebunden und können sich in diesen Teilen mehr oder weniger weit selbständig vollziehen.

Den Entwicklungsfunktionen stelle ich die blossen „Erhaltungsfunktionen", welche bisher fast alleiniger Forschungsgegenstand der Physiologen gewesen sind, gegenüber".

[2]) Schaper, Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 6, p. 188.

von ihm unmittelbar innervierten Endorgan. Die letztere Frage ist die präzisere, und es ist diese, die ich wegen ihrer relativen Einfachheit zu lösen versucht habe.

In dieser Beziehung sind die von mir angestellten Experimente über den Einfluss eines Defekts im Nervensystem auf die Entwicklung der Muskulatur von Interesse[1]). Diese Versuche zeigen, dass inbetreff der Histogenese, sowie inbetreff der Gruppierung der Fasern in einzelne Muskeln, die Muskeln sich normal entwickeln, ohne das Vorhandensein der Nerven, die sie normalerweise versorgen, oder sonstiger Nerven. Dies erfolgt auch, wenn der betreffende Teil des Nervensystems entfernt wird, ehe die Gewebsdifferenzierung in den Muskeln oder im Nervensystem überhaupt angefangen hat.

Wir kennen also zwei ganz verschiedene Organsysteme, bei deren Ontogenese die sie unmittelbar versorgenden Nerven keinen formbildenden Einfluss ausüben, obgleich das Intaktsein des Nervensystems für die Erhaltung ihrer Funktionsfähigkeit im ausgewachsenen Zustand notwendig ist. Genau zu bestimmen, wann die Herrschaft der Entwicklungsfunktionen nachlässt, und der tropische Einfluss der Nerven sich geltend macht, ist kaum möglich, denn dies geschieht jedenfalls nur allmählich, und die beiden Einflüsse scheinen eine Zeitlang nebeneinander zu wirken. In anderen Worten, die weitere Ausbildung der Sinnesorgane geht noch zur selben Zeit vor sich, wenn aus Mangel an Reizen vom Nervensystem her Zeichen der Degeneration auftreten. Dies geht aus der Beobachtung hervor, dass bei Larven ohne Vagusganglion die Sinnesknospen früh Degenerationserscheinungen aufweisen (Experiment Q_7). Solche Erscheinungen beeinträchtigen nicht die Tragweite der Ermittelung, dass die Formausbildung ohne das Vorhandensein des betreffenden Nerven erfolgt.

Die Resultate der Versuche von verschiedenen Forschern über die Rolle des Nervensystems bei der Morphogenese weichen aber bis jetzt so sehr von einander ab, dass Verallgemeinerungen darüber noch verfrüht sind. Im Gegensatz zu den Schaperschen und den oben beschriebenen Versuchen, stehen z. B. die Experimente von Herbst (01a) über die Regenerationsvorgänge am Augenstiel der Crustaceen; denn nach diesem Forscher übt das Nervensystem hier einen formbestimmenden Einfluss auf das

[1]) Harrison, Proc. Ass. Am. Anat., Am. Journ. of Anat., Vol. II.

Regenerat aus. Auch hat Morgan (01, p. 52) vor kurzem nachgewiesen, dass bei Regenwürmern das Vorhandensein vom vorderen Ende des Nervensystems an einer Wundfläche die Regeneration eines Kopfes bedingt.

2. Der Effekt von Änderungen in der Richtung der normalen Wachstumsbahn.

Die in diesem Abschnitt angeführten Versuche sind dazu bestimmt, Aufschluss über die Frage zu geben, ob die Wachstumsrichtung der Anlage der Seitenorgane durch die ursprüngliche Orientierung der Anlage im Embryo bestimmt ist, ob sie vom Körper des Embryo als Ganzes regiert wird, oder ob die Anlage bei ihrer Entwicklung in einer Bahn, verläuft, die bloss durch die Beschaffenheit der unmittelbaren Umgebung gebildet ist. Es gibt verschiedene Versuche, die sich auf diese Frage beziehen. Es wird zweckmässig sein, mit der Beschreibung der einfachsten anzufangen.

a. Auswachsen der Anlage bei einer einfachen Krümmung der Schwanzachse.

Experiment W_3. — Ein keilförmiges Stück wurde aus dem Rücken eines im Transplantationsstadium (Textfig. 2) befindlichen Sylvatica-Embryo herausgeschnitten, und zwar aus der Gegend, die etwas kopfwärts vom After liegt. Durch Aufwärtsbiegen des Schwanzes wurden die Wundflächen aneinander gedrängt und die Zuheilung der Wunde leicht erzielt. Zwei Tage nach der Operation, zu welcher Zeit die Anlage der Seitenlinie wohl die Knickung in der Schwanzachse eben überschritten hatte, wurde der Embryo abgezeichnet (Textfig. 12). Es stellte sich heraus, dass der distale Teil der Schwanzachse in einem Winkel von über

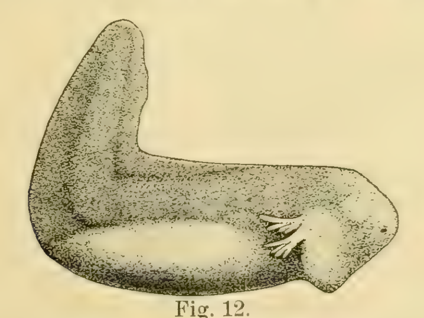


Fig. 12.
Experiment W_3. Zwei Tage nach der Operation. × 9,5.

neunzig Grad zu der Körperachse stand. Vier Tage darauf, nachdem die Sinnesorgane differenziert waren, wurde dann der verhältnismässig durchsichtig gewordene Schwanz untersucht. Die gewöhnliche Wachstumsbahn der Seitenlinie war auf beiden Seiten innegehalten. Die Sinnesorganreihe biegt sich an der Stelle der Knickung der Körperachse entsprechend, und weiter distalwärts schweift sie aus der geraden Linie zur dorsalen Myotomkante ab, ganz wie im normalen Fall.

Experimente W_1 und W_2. — Diese Fälle verliefen ebenso, nur dass an einer Seite des einen (W_1) die Anlage wegen einer nicht genau zu bestimmenden Störung nicht typisch auswuchs. Die Sinnesorganreihe wies sechs Tage nach der Operation schon proximal zur Knickungsstelle Unregelmässigkeiten auf, und es fanden sich keine Sinnesorgane distal von der Narbe, die wohl ein Hindernis für das weitere Wachstum bildete.

Experimente W_4—W_6. — Diese Versuche unterscheiden sich darin von den vorigen, dass ein Stück aus der ventralen Körperkante herausgeschnitten wurde, um eine ventrale Knickung in der Körperachse zu verursachen. In allen drei Fällen ist die auswachsende Anlage der Seitenlinie gleichfalls in der normalen Bahn geblieben, und hat sich bis zur Spitze des Schwanzes erstreckt.

b. Verhalten der Seitenorgane bei Embryonen, die mit einem überzähligen im Rücken implantierten Schwanz versehen sind.

In diesem Versuch wird die Schwanzknospe eines Embryo in einen Einschnitt im Rücken eines anderen eingeheilt, und zwar auf die Weise, dass die Mittelebene des implantierten Schwanzes der des Embryo entspricht. In solchen Fällen hat die auswachsende Anlage der Seitenlinie sozusagen die Wahl auf den einen oder den anderen Schwanz ihren weiteren Weg zu nehmen. Wie gleich ersichtlich, ist das Ergebnis des Experiments verschieden je nachdem der Schwanz tief oder nur oberflächlich in den Rücken des Embryo eingesetzt wird.

Experiment B_{10}. — In diesem Fall wurde eine Palustris-Schwanzknospe tief in den Rücken eines Sylvatica-Embryo eingeheilt. Nach Verlauf von 48 Stunden war der Embryo verhältnismässig weit entwickelt (Fig. 13). Die Haut des Sylvatica-Embryo bedeckt die Basis des neuen Schwanzes (s.). Die pigmen-

tierte Anlage der Seitenorgane (s. l.) ist auf diesen Schwanz ausgewachsen und erstreckt sich dreiviertel des Weges zu dessen Spitze. Der charakteristische Verlauf der Seitenlinie zeigt sich, und, was von besonderem Interesse ist, die Linie biegt dorsal-

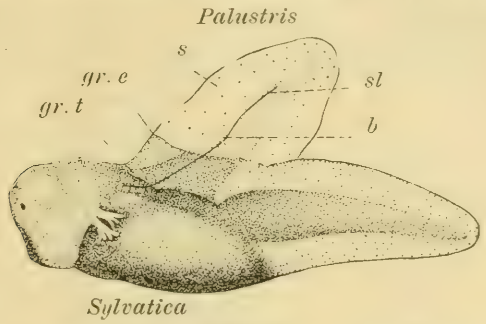


Fig. 13.

Experiment B_{10}. 48 Stunden nach Anheilung des überzähligen Schwanzes (s); s. l. Seitenlinie; gr. e. Grenze zwischen Sylvatica- und Palustris-Epidermis; gr. t. Grenze zwischen Sylvatica- und Palustris-Muskulatur.

wärts (Fig. 13, b) zur Myotomkante an einer Stelle, die für den betreffenden Schwanz die normale ist, aber beträchtlich näher am Kopf des Embryo liegt als die entsprechende Stelle des natürlichen Schwanzes. Die einzelnen Sinnesorgane waren am nächsten Tage entwickelt, und die Anlage erstreckte sich fast bis zur Spitze der Schwanzachse. Diese Beschreibung gilt für die linke Seite des Organismus. An der rechten Seite verlief die Entwicklung ebenso, nur dass die Reihe Seitenorgane nicht ganz so weit distalwärts zu verfolgen war.

Ein zweiter derartiger Fall (Experiment B_9) verhielt sich ähnlich, und auch zwei Fälle (B_7 und B_8), wo der implantierte Schwanz von einem Sylvatica-Embryo stammte.

Experiment B_{11}. — Bei diesem Versuch wurde die Schwanzknospe von einem Palustris-Embryo nur oberflächlich in den Rücken des Sylvatica-Embryo eingepflanzt. Die weitere Entwicklung ging an den zwei Körperseiten verschieden vor. Rechts verlief das Auswachsen der Seitenlinie offenbar ganz normal, denn drei Tage nach der Operation war eine normale Reihe Sinnesorgane am natürlichen Schwanz zu konstatieren. An der linken Seite ist die auswachsende Anlage auf den überzähligen Schwanz gelenkt worden, und bildet dort, wie in den oben beschriebenen Versuchen eine im Verhältnis zum überzähligen

Schwanze selber normal verlaufende Reihe Sinnesorgane. Diese Befunde wurden auch an Schnitten bestätigt. Die Schnitte zeigen auch, dass der Seitennerv an beiden Seiten denselben Verlauf als die Sinnesorganreihe hat.

c. Auswachsen der Seitenlinie aus einem Embryo in die normale Wachstumsbahn eines anderen.

Experiment V_6. — Die Schwanzknospe und der distale Teil des Dotters wurde von einem etwas über das Transplantationsstadium vorgeschrittenen Sylvatica-Embryo abgeschnitten. Von einem etwas jüngeren Palustris-Embryo wurde ein Stück aus dem Rücken herausgeschnitten, und dabei war es beabsichtigt, auch die Anlage der Seitenlinie und den dorsalen Teil des Vagusganglions zu entfernen. Die Wundflächen der zwei Embryonen wurden dann auf die Weise aneinander gebracht, dass die Mittelebenen von beiden in einer Ebene lagen und der Rücken des eingesetzten Sylvatica-Embryo nach dem Schwanz des anderen zugekehrt war. Die Heilung der Wunde erfolgte sehr genau. Da der Sylvatica-Komponent älter als gewöhnlich war, so erschien seine dunkel pigmentierte Anlage der Seitenlinie schon am nächsten Tage unter der Palustris-Epidermis. Diese Anlage tritt als eine dunkle Linie auf, die vom dunklen Komponenten kommend, an der Grenze um mehr als einen Rechtwinkel umbiegt, und dann geradeaus an der Seite des Palustris-Komponenten schwanzwärts verläuft (Textfig. 14 sl). Sie endigt kurz vor der Ebene

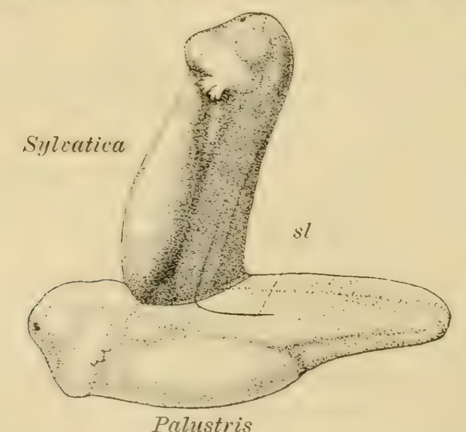


Fig. 14.
Experiment V_6, einen Tag nach der Zusammensetzung. s. l. Seitenlinie. × 9,5.

des Afters. Drei Tage nach der Operation liessen sich die einzelnen, die charakteristische Sylvatica-Pigmentierung aufweisenden Sinnesorgane erkennen. Sie bilden eine Reihe, die ohne Unterbrechung von dem einen Komponenten auf den anderen zu verfolgen ist, die auf dem Palustris-Schwanz den charakteristischen Verlauf zeigt und sich bis zur Nähe der Spitze erstreckt (Textfig. 15). Die Pigmentflecke sind jedoch im proximalen

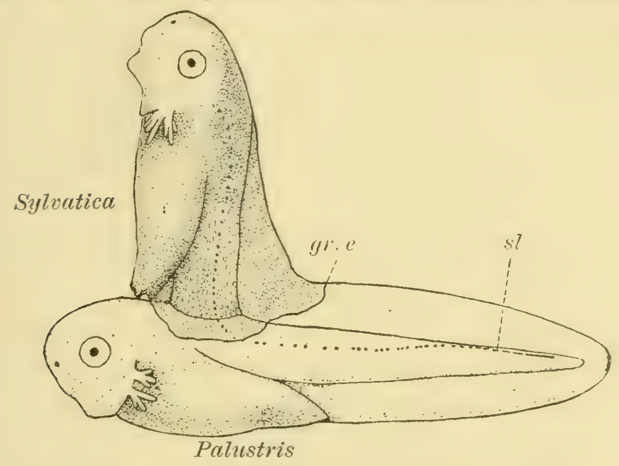


Fig. 15.

Experiment V_6, drei Tage nach der Zusammensetzung. s. l. Seitenlinie: gr. e. Grenze zwischen Sylvatica- und Palustris-Epidermis. × 9,5.

Teil der Palustris-Larve nicht ganz so zahlreich wie im normalen Fall. Diese Beschreibung gilt nur für die linke Seite des zusammengesetzten Embryo. Auf der rechten war die Anlage nicht auf den Palustrisschwanz ausgewachsen, und das Verhalten derselben war nicht genau am lebenden Embryo festzustellen.

Vier Tage nach der Operation wurde dieses Exemplar konserviert und dann in Sagittalschnitte zerlegt. Die Schnitte bestätigten den Verlauf der Sylvatica-Sinnesorgane. wie eben beschrieben, und zeigten auch wie der Seitennerv der linken Seite, die Reihe der Sinnesorgane begleitend, von dem Sylvatica-Komponent in den anderen umbiegt und nach dem Schwanz zu verläuft. Sie zeigten auch, dass das beabsichtigte Entfernen des Vagusganglions und der Sinnesorgananlage des Palustris-Embryo nicht ganz gelungen war. Es findet sich nämlich auf dieser Seite ein kleiner lateraler Teil vom Vagusganglion der einen Seitennerv entsendet, der durch die Haut des Sylvatica-Kompo-

nenten, wo diese den Rücken des Palustris-Komponenten bedeckt, durchläuft, um sich mit dem Sylvatica-Seitennerv an der Stelle zu verbinden, wo diese in den Palustris-Komponenten umbiegt. Auch sind einige zum Teil anormal entwickelte Sinnesorgane an diesen Nerven vorhanden, die ohne Zweifel aus dem Palustris-Embryo entstammen. Jedoch kaudalwärts von der Stelle, wo die beiden Nerven zusammentreffen, sind ausschliesslich Sylvatica-Organe mit Sicherheit zu erkennen. An der rechten Seite sind keine Palustris-Sinnesorgane, mit Ausnahme der von der ventralen Reihe, aufzufinden. Die vom Sylvatica-Komponenten herstammenden Sinnesorgane sind an dieser Seite normal entwickelt. Statt aber kaudalwärts auf den Palustris-Komponent umzubiegen, wendet sich die Reihe kopfwärts. Sie besteht aus einer Kette von atypisch differenzierten Sinnesorganen, die sich bis zur Hinterkopfgegend der Palustris-Larve erstreckt. Der Seitennerv weist denselben Verlauf auf.

Experiment V_8. — Dieser Fall wurde genau so operiert wie der vorige. Der Verlauf des Versuches war ähnlich. Drei Tage nach der Operation war auf der rechten Seite des Palustris-Komponenten eine normal verlaufende Reihe Sylvatica-Sinnesorgane zu konstatieren. Die Verhältnisse an der linken Seite schienen ähnlich zu sein, doch waren sie nicht so klar. Die Untersuchung von Schnitten bestätigte die Befunde inbetreff der rechten Seite. Der Seitennerv, sowohl als die Reihe Sinnesorgane, biegt sich vom Sylvatica-Komponenten in den anderen um. Die dorsale Reihe verhält sich auch so. Es ist von besonderer Wichtigkeit, dass der Seitennerv keine Verbindung mit dem Nerv hat, der aus dem Palustris-Vagusganglion entspringt. Letzterer Nerv ist klein — und versorgt nur Reste der Palustris-Seitenlinie, die sich in der Hinterkopfgegend befinden und sich gar nicht mit der Sylvatica-Seitenlinie verbinden. Was die linke Seite anbetrifft, so zeigen die Schnitte, dass die Seitenorgan-Anlage sich an der Grenze zwischen den beiden Komponenten angehäuft hatte. Das Vagusganglion des Palustris-Komponenten entsendet einen gut entwickelten Seitennerv. Am Schwanz finden sich Sinnesorgane und ein Seitennerv. Doch sind die Verhältnisse dieser Gebilde zu einander nicht genau zu bestimmen.

Experiment V_1. — Die Vagusgegend des Palustris-Komponenten wurde in diesem Versuche ganz geschont. Der

Virescens-Embryo, der statt eines Sylvatica-Embryo dazu benutzt wurde, wurde etwas weiter nach hinten in den Rücken vom Palustris-Komponenten eingesetzt, als in den vorigen Fällen. Die weitere Entwicklung des Doppeltieres verlief wie gewöhnlich. Während der ersten vier Tage schob sich die dunkle Virescens-Epidermis ganz beträchtlich über die Rückenflosse der Palustris-Larve hin. Eine ähnliche Verschiebung war auch in den anderen Fällen zu konstatieren (Textfig. 15). In dem vorliegenden Fall ist die Verschiebung jedoch beträchtlicher, was wohl auf die Lage des Virescens-Komponenten im Verhältnis zum anderen zurückzuführen ist. Die Seitenlinie zeigte sich auch nach vier Tagen, obgleich nicht besonders deutlich, da die Pigmentierung der Sinnesorgane bei Virescens- weniger stark ist als bei Sylvatica-Embryonen.

Das interessante an diesem Versuch ist das Verhalten der Seitenlinie der zwei Komponenten mit einander. Sagittalschnitte zeigen, dass die Virescens-Hauptreihe zum Palustris-Schwanz umbiegt, und dort mit der Palustris-Hauptreihe verschmilzt. Von der Stelle der Verschmelzung an gibt es nur eine Seitenlinie, und es ist nicht möglich zu unterscheiden, wie die von den zwei Organismen herstammenden Anlagen sich bei der Differenzierung der einzelnen Sinnesorgane verhalten haben. Diese Verschmelzung von zwei gleichwertigen Anlagen zu einer hat gewisse Aehnlichkeit mit der von Morgan (95) und Driesch (00) beschriebenen Verschmelzung von zwei Echinoderm-Embryonen zu einem Individuum.

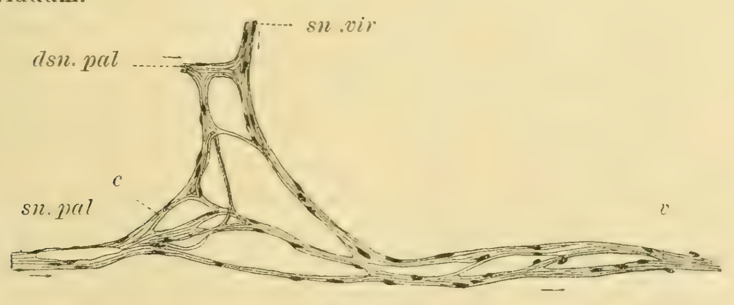


Fig. 16.

Experiment V_1. Plexusbildung der Seitennerven der zwei Komponenten. sn. vir., Hauptseitennerv des Virescens-Komponenten; sn. pal., Hauptseitennerv des Palustris-Komponenten; dsn. pal., dorsaler Seitennerv des Palustris-Komponenten; c. zentral verlaufender Verbindungsast; v. endgiltige Verschmelzung der beiden Hauptstämme. Die Pfeile zeigen in der Richtung nach dem Schwanze zu. × 155.

Die Seitennerven der zwei Bestandteile vereinigen sich mit einander und bilden einen recht komplizierten Plexus (Textfig. 16). Der Virescens-Nerv verläuft nach seiner Umbiegung in den Palustris-Komponenten zunächst parallel zum Seitennerven des letzteren: die beiden Nerven bilden dann Anastomosen und verschmelzen schliesslich mit einander (v). Kopfwärts von dieser Anastomose ist der Palustris-Stamm in mehrere Stämme geteilt, wovon einige Zweige nach dem zentralen Teil des Virescens-Nerven abbiegen (c). Der dorsale Ast des Palustris-Seitennerven (dsn. pal.) verbindet sich auch mit dem Virescens-Stamm, und die Nervenfasern wenden sich zum Teil zentralwärts und zum Teil peripherwärts an demselben entlang. Aus diesen Befunden scheint es sicher zu sein, dass die Fasern des Lateralis gewissermassen unabhängig von der Richtung der Seitenlinie auswachsen können, dass sie nämlich imstande sind, auch nach dem Kopfe zu zu wachsen.

Die obige Beschreibung gilt für die linke Seite des Tieres. Rechts sind die Anlagen der Seitenlinie durch ein bei der Verwachsung entstandenes Hindernis in ihrem normalen Verlauf gehemmt worden, und erreichen nicht den Schwanz. Sie bieten nichts von Interesse dar.

d. Besprechung der Resultate.

Die beschriebenen Experimente zeigen ohne jeden Zweifel, dass die Anlage der Seitenorgane am leichtesten in ihre normale Entwicklungsbahn auswächst. Wenn die Richtung derselben geändert wird, ändert sich die Wachstumsrichtung der Anlage dementsprechend, sogar wenn der Krümmungswinkel über neunzig Grad beträgt. Dies erfolgt offenbar ohne besonderen Einfluss des Gesamtorganismus, denn die Anlage ändert ihre Wachstumsrichtung, um auf einen überzähligen, in anormaler Lage eingepflanzten Schwanz weiter zu wachsen, obgleich der normale Schwanz gleichfalls vorhanden ist. Offenbar tut sie dies nur in den Fällen, wo der überzählige Schwanz so tief in den Rücken eingepflanzt wird, dass er eigentlich die Fortsetzung der Wachstumsbahn bildet. Andernfalls, wenn der Schwanz nur oberflächlich eingesetzt wird und, wie auf einer Seite von einer Larve (Exp. B_{11}), die normale Bahn des Hauptkomponenten nicht unterbrochen wird, wächst die Anlage weiter in derselben fort. Bei Doppelbildungen, wo der eine Komponent unter rechtwinkeliger

Stellung in den Rücken des anderen implantiert ist, wächst die Seitenlinie unter starker Änderung ihrer Wachstumsrichtung leicht von dem einen Individuum in die normale Bahn des anderen. Dass das Auswachsen so geschieht, ist nicht schwer verständlich, denn bei der Zusammensetzung werden die Wachstumsbahnen der beiden Teilstücke aneinander gebracht. Die wachsende Anlage hat somit, auch in den Experimenten B und V (siehe oben) bloss die Richtung ihrer Bewegung zu ändern. Dazu hilft offenbar die bei solchen Zusammensetzungen vorkommende Verschiebung der Epidermis. Die genannte Verschiebung findet nämlich gleichzeitig mit dem Auswachsen der Seitenlinie statt, und wie aus den Figuren 13 und 15 ersichtlich ist, in der Richtung des weiteren Verlaufs der Seitenlinie; da die Anlage der Seitenlinie in der Epidermis eingebettet liegt, so muss sie jeder Bewegung der letzteren unterworfen sein. In dem einen Fall (Experiment V_8), wo die Seitenlinie nach dem Kopfe des Palustris-Komponenten zu wuchs, ist die Anlage wahrscheinlich durch eine Narbenbildung in diese Richtung gelenkt worden Der Fall ist auch darin von Interesse, dass er zeigt, dass die Anlage im Stande ist, in die zur normalen entgegengesetzte Richtung zu wachsen. Dies soll aber im nächsten Abschnitt näher behandelt werden.

Keines von den Experimenten, die in diesem Abschnitt angeführt sind, zeugt dafür, dass die Anlage der Seitenorgane die Fähigkeit besitzt, geradeaus in eine fremde Gegend zu wachsen, denn wenn die Hindernisse an der Krümmungsstelle keine Ablenkung gestatten, so bleibt die Anlage stehen. Dies geschieht sogar recht oft. Es ist besonders der Fall, wenn bei der Zusammenheilung die zwei Komponenten nicht genau aneinander gepasst sind.

Aus diesen Versuchen lässt sich somit schliessen, dass die normale Wachstumsbahn der Weg des geringsten Widerstands ist, und dass sie durch die Beschaffenheit der daran gelegenen Gebilde praeformiert ist

3. Polaritätsversuche.

Bei Zusammensetzungen von Teilstücken von Pflanzenkörpern hat Vöchting (92) gezeigt, dass gewisse Störungen vorkommen, wenn die Teilstücke nicht in gleicher Orientierung sind. Vöchting führt diese Störungen auf polare Repulsionen

zurück, und vergleicht sie mit den bei Magneten vorkommenden Erscheinungen. Auch bei Verwachsungen von tierischen Geweben, namentlich von wachsenden, treten bekanntlich Störungen auf, wenn gleiche Enden oder Pole in Kontakt gebracht werden, oder wenn die Teilstücke sonst ungleich orientiert sind. Dies ist leicht an zusammengesetzten Amphibienembryonen zu beobachten, z. B., wenn zwei Embryonen an ihren Schwanzwurzeln vereinigt werden. Solche Erscheinungen sind aber meiner Meinung nach[1]) nicht durch eine polare Zurücktreibung zu erklären, sondern eher dadurch, dass die normalen Wachstums- bezw. Regenerations-Vorgänge der zwei Bestandteile sich gegenseitig stören.

Bei der Betrachtung der auswachsenden Anlage der Seitenorgane fragt es sich jedoch, ob nicht die Bewegung der Anlage durch eine polare Anziehungskraft oder richtende Reize aus der Umgebung bewirkt wird. Diese könnten entweder physikalisch, d. h. von der blossen Orientierungsweise der einzelnen Gewebsteile oder deren Bewegungszustand abhängig sein, oder könnten von gewissen von den umgebenden Gebilden abgesonderten Stoffen herrühren. Mögliche derartige Faktoren sind wenigstens unter schon bekannten Entwicklungsvorgängen zu finden. Zum Beispiel: Die Epidermis, worin die Entwicklung der Sinnesorgane sich abspielt, hat gewisse Eigenschaften, die durch die Orientierung bedingt sind, nämlich, dass sie, wenigstens während der Zeit, wo die hier in Betracht kommenden Entwicklungsvorgänge sich ereignen, fortwährend in einer bestimmten Richtung wandert[2]); zweitens, schreitet die Differenzierung der im Rumpf und Schwanz befindlichen Gebilde allmählich schwanzwärts vor, wie in den Myotomen leicht zu konstatieren ist. Es wäre nun nicht fernliegend, dass die weiter schwanzwärts liegenden weniger differenzierten Gewebselemente durch ihre chemische Zusammensetzung einen richtenden Reiz auf die wachsenden Sinnesorgananlagen ausüben könnten, dass also die Bewegung als Chemotaxis aufzufassen wäre. Eine derartige Vermutung könnte umsomehr wahrscheinlich erscheinen, als das Auswachsen unabhängig von einem Anstoss vom Kopf her seitens des Nervensystems geschehen kann.[3])

---

[1]) Vergl. Harrison (98) p. 470.

[2]) Vergl. Harrison (98) p. 435 und auch p. 67 dieses Aufsatzes.

[3]) Vergl. p. 72.

Die Richtigkeit solcher Vermutungen kann dadurch geprüft werden, dass die auswachsende Anlage mittelst Transplantationsversuche in die Lage gebracht wird, wo sie entweder aufhören muss zu wachsen, oder sonst sich in Gewebe hineindrängen, die abnormal orientiert sind. Die ungewöhnliche Orientierung kann entweder darin bestehen, dass die dorsale Fläche ventral liegt und demgemäss die rechte Seite links (dorso-ventrale Umkehrung), oder darin, dass das kaudale Ende des einen Stückes kopfwärts gerichtet wird (kranio-kaudale Umkehrung). Beide Arten dieser verkehrten Orientierungen können auf mehrere verschiedene Wege experimentell bewerkstelligt werden.

a) Dorso-ventrale Umkehrung der Teilstücke.

α. Auswachsen der Anlage der Seitenlinie auf einen invertierten Schwanz bei gerader Körperachse.

Wie oben vielfach erwähnt, verläuft die Seitenlinie am Schwanz der Kaulquappe nicht ganz gerade (Fig. 4). Zunächst auf dem Niveau der Grenze zwischen dem mittleren und dorsalen Drittel der Myotomen verlaufend, biegt sie sich unweit von der Schwanzwurzel allmählich dorsalwärts bis sie die dorsale Kante der Muskeln erreicht, und erstreckt sich dann weiter auf dieser Ebene bis zur Spitze der Schwanzachse. Die Seitenlinie ist also auf eine bestimmte Weise mit Bezug auf die dorsalen und ventralen Körperflächen angeordnet. Es ist nun möglich, durch Anheilung einer invertierten Schwanzknospe an der Stelle der natürlichen, die Orientierung der normalen Wachstumsbahn zu ändern. Wie verhält sich dann die Anlage, wenn sie in diesen Teil des Organismus gelangt? Bleibt sie in der normalen Bahn des Schwanzstückes oder ändert sie ihren Verlauf und behält dabei die im Verhalten zum Gesamtorganismus normale Anordnung?

Bei der Ausführung dieses Versuchs wird die Schwanzknospe eines sich im Transplantationsstadium befindenden Embryo dicht hinter dem After senkrecht zur Körperachse abgeschnitten, und dann invertiert wieder angeheilt, so dass der frühere ventrale Flossensaum sich jetzt kontinuierlich mit dem dorsalen Flossensaum des Körpers verbindet. Diese Operation gelingt ohne Schwierigkeit; jedoch ist die Heilung für gewöhnlich keine so genaue, als wenn eine Schwanzknospe in normaler Lage angeheilt wird. Häufig rotiert sich die transplantierte Knospe nach der

Heilung etwas um ihre Achse. Auch bei weiterer Entwicklung entstehen meistenteils Falten in den Flossensäumen (Fig. 19 u. 20). An heteroplastischen Zusammensetzungen mit Sylvatica-Körper und Palustris-Schwanz ist es klar, dass die beim Schwanzwachstum stattfindende Epidermiswanderung anders ist als bei angeheilten Schwänzen mit normaler Orientierung. Im letzteren Fall verschiebt sich die Epidermisgrenze beträchtlich in kaudaler Richtung, aber mehr am dorsalen Flossensaum als am ventralen, so dass die Grenze allmählich schräg wird (Fig. 4). Beim invertierten Schwanz verschiebt sich die Epidermis auch, aber gleichmässig, so dass die Grenze zwischen der Haut der beiden Bestandteile senkrecht zur Körperachse bleibt (Textfig. 17).

Das Verhalten der Seitenlinie in solchen Fällen ist nicht immer gleich, was sich schon an den lebenden Larven drei bis sechs Tage nach der Zusammensetzung konstatieren lässt. Fünfzehn Fälle wurden im Ganzen untersucht, wovon elf homoplastische Sylvatica-Embryonen waren; bei den vier anderen war ein Palustris-Schwanz an einem Sylvatica-Körper angeheilt. Zwei Fälle erwiesen sich als unbrauchbar, denn die Schwanzknospe war hier so ungenau angewachsen, dass der Stummel des Schwanzes vom Hauptkomponenten anfing sich zu regenerieren. Es kommen also dreizehn Fälle in Betracht, oder, da die betreffenden Gebilde an den beiden Körperseiten vorkommen und sich nicht immer an den beiden Seiten eines Individuums gleich verhalten, im Ganzen sechs und zwanzig Fälle, wovon alle lehrreich sind

Zunächst sind diejenigen in Betracht zu ziehen, die negativ ausfielen, wo also das Auswachsen der Anlage in der Nähe der Verwachsungsgrenze gehemmt wurde. Sechszehn Fälle verhielten sich derartig, eine beträchtliche Mehrheit der ganzen Anzahl. Bei sechs verschiedenen Exemplaren fiel es so an beiden Körperseiten aus und bei vier anderen nur an einer Seite. In diesen Fällen war nach Verlauf von einigen Tagen deutlich zu sehen, dass die Sinnesorganreihe sich nicht bis zur Schwanzspitze erstreckte, sondern dass sie in einem Haufen Sinnesorgane endigte, der entweder direkt an der Verwachsungsgrenze der Myotome oder ein wenig distal davon lag (Fig. 17). Hierbei ist es von Wichtigkeit zu beachten, dass die Epidermis-Verwachsungsgrenze weit distalwärts von dieser Stelle liegt, wie leicht an den hetero-

plastisch zusammengesetzten Individuen zu sehen ist; also dass das Wachstum der Sinnesorgane schon innerhalb der normal orientierten Epidermis zu einem Stillstand gekommen ist, und

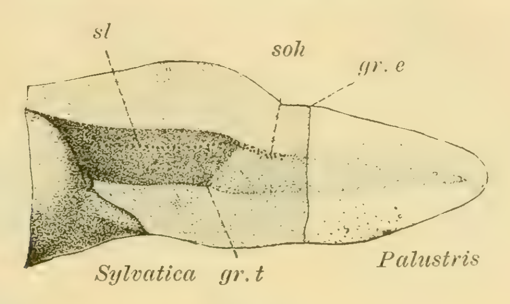


Fig. 17.

Experiment Inv. A_{12}, kaudale Hälfte der Larva. Der angeheilte Palustris-Schwanz ist dorso-ventral umgekehrt. gr. e. Grenze zwischen Sylvatica- und Palustris-Epidermis; gr. t. Grenze zwischen Sylvatica- und Palustris-Muskulatur. sl. Seitenlinie: soh. Unregelmässiger Haufen Sinnesorgane am Ende der Seitenlinie. × 9,5.

dass demgemäss das Hindernis zum weiteren Wachstum in diesen Fällen nicht durch die Orientierungsweise der Epidermiszellen, sondern durch die darunter liegenden Gebilde, die Myotome, bedingt sein muss.

Die zehn positiven Fälle, d. h. diejenigen, wo das Wachstum nicht an der Verwachsungsnarbe der Schwanzachse verhindert wurde, zerfallen in zwei Kategorien. In die eine kommen die Fälle, wo das weitere Auswachsen der Sinnesorgane zwar erfolgte, aber nicht in der vorgebildeten normalen Wachstumsbahn, sondern in einer ganz neuen Bahn, wo bei normal orientierten Schwänzen, Sinnesorgane niemals vorkommen. Es gibt neun solche Fälle.

Experiment Inv. A_3. — Dieser Fall zeigt das erwähnte Verhalten sehr typisch auf beiden Körperseiten. Einen Tag nach der Operation, war der angeheilte Schwanz etwas um seine Achse gedreht, jedoch am folgenden Tage war diese Störung fast vollständig ausgeglichen, abgesehen von geringen Falten in den beiden Flossensäumen, die nach und nach verschwanden. Am siebten Tag wurde die Larve, die normal gewachsen war und sich auch recht gut bewegen konnte, auf das Verhalten der Seitenlinie hin untersucht. Es stellte sich dabei heraus, dass

der Verlauf der Sinnesorgane nur bis zur Narbe in den Achsenorganen des Schwanzes normal ist (Textfig. 18). An dieser

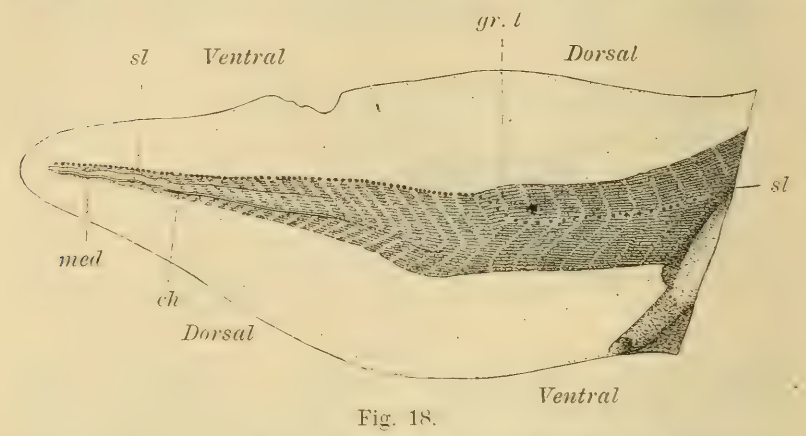


Fig. 18.

Experiment Inv. A_3. Neun Tage nach der Anheilung der invertierten Schwanzknospe. sl. Seitenlinie; ch. Chorda dorsalis; med. Medullarrohr; gr. t. Verwachsungsgrenze der Myotomen. Die Bezeichnungen „dorsal“ und „ventral“ beziehen sich auf die ursprüngliche Orientierung der Teile. $\times$ 12.

Narbe (gr. t.), die übrigens nicht sehr ausgeprägt ist, angelangt, biegt die Seitenlinie recht scharf dorsalwärts, d. h. dorsal in Bezug auf das Tier als Ganzes, erreicht die jetzt dorsal liegende Kante der Schwanzmyotome, die aber, da die Schwanzknospe vor der Verwachsung invertiert war, die ursprüngliche ventrale Kante darstellt; von dieser Stelle an verläuft sie gerade, der Myotomkante entlang, bis zur Spitze der Schwanzachse.

In einem anderen Fall (Inv. A_1) verhielt sich die Seitenlinie ganz wie im soeben beschriebenen. Sechs andere waren ähnlich, wichen von Inv. A_3 aber darin ab, dass die Sinnesorgane sich nicht bis zur Spitze der Schwanzachse erstreckten, sondern an einer Zwischenstelle aufhörten. In einem von diesen Fällen (Inv. A_8, rechte Seite) reichen die Sinnesorgane bis drei viertel, in einem anderen (Inv. A_7) bis zwei drittel, und in den übrigen nur bis zur Hälfte des Weges zwischen der Verwachsungsgrenze der Achsenorgane und deren Spitze. Einer von den letzteren Fällen (Inv. A_2) ist von besonderem Interesse. Die Seitenlinie wird an der Myotomnarbe dorsalwärts gelenkt (Textfig. 19). Sie erreicht aber nicht die dorsale Kante der Muskelplatten, sondern sie wendet sich nachher etwas ventralwärts, um dann

später wieder dorsalwärts umzubiegen und ihren Verlauf an der dorsalen Myotomkante abzuschliessen. Im Verhältnis zum Gesamtorganismus ähnelt dieser Verlauf dem normalen.

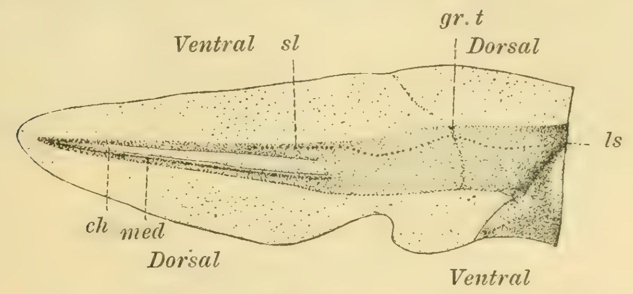


Fig. 19.

Experiment Inv. A2, Konserviertes Exemplar. Neun Tage nach Anheilung der invertierten Schwanzknospe. Bezeichnungen wie in Fig. 18. × 9,5.

Experiment Inv. A8. — Dieser Fall gehört in eine besondere Kategorie, da die Seitenlinie bei ihrem Auswachsen in ihrer normalen Wachstumsbahn (im Verhältnis zur unmittelbaren Umgebung) geblieben ist. Die Operation wurde wie im Experiment Inv. A3 ausgeführt. Bei der Heilung entstanden beträchtliche Narben in den Flossen-Säumen (h. f.), die sich bei der weiteren Entwicklung nicht ausglichen (Textfig. 20). Nach dem Verlauf

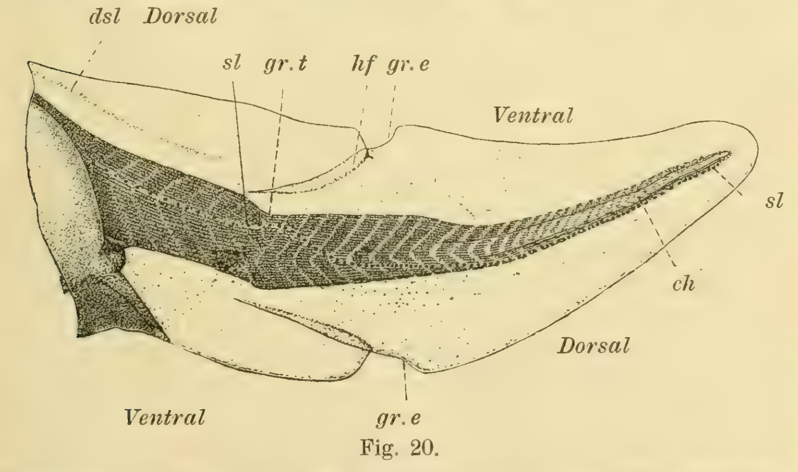


Fig. 20.

Experiment Inv. A8. Neun Tage nach Anheilung der invertierten Schwanzknospe; dsl. = dorsaler Zweig der Seitenlinie; h. f. = Faltungen im Flossensaum; gr. e. = Grenze (nur schwach angedeutet) zwischen der Epidermis der zwei Bestandteile; sonstige Bezeichnungen wie in Fig. 18. × 12.

von fünf Tagen war der Schwanz so weit aufgehellt, dass das Verhalten der Seitenorgane leicht zu konstatieren war. Die Seitenlinie verläuft am Schwanzstummel des Hauptkomponenten normal. Eben hinter der Narbe in den Muskelplatten (gr. t.) schweift sie ventralwärts ab, aber ehe sie die jetzt ventral gerichtete Myotomkante des invertierten Schwanzes erreicht, biegt sie wieder um, und verläuft nach der Schwanzspitze zu. Allmählich erreicht sie nun die Myotomkante, und verläuft dort bis zur Spitze der Schwanzachse.

β. Verhalten der Anlage zur invertierten Umgebung bei gekrümmter Wachstumsbahn.

Es sind eigentlich drei verschiedene Versuche, die in diesen Abschnitt hineingehören. Da sie aber meistensteils negativ ausfielen, so brauchen sie auch nur kurz berücksichtigt zu werden.

Bei der ersten Versuchsreihe (Inv. B) wurde eine Schwanzknospe tief in den Rücken eines Embryo implantiert, aber so, dass die ventrale Kante des angesetzten Stückes nach dem Kopfende des Embryo zu gerichtet war. Dabei entspricht die linke Seite der Schwanzknospe der rechten des Embryo, und wenn man den Winkel zwischen der Achse des Embryo und der des überzähligen Schwanzes als ausgeglichen denkt, so liegt die ventrale Kante dieses Anhängsels dorsal im Verhalten zum ganzen Tier. Nach der leicht zu erzielenden Heilung der Wunde sind diese Embryonen äusserlich kaum von denjenigen zu unterscheiden, bei denen der überzählige Schwanz richtig orientiert ist (Experiment B_{10}, p. 84); nur richtet sich der Schwanz bei der weiteren Entwicklung mehr senkrecht zur Körperachse als im letztgenannten Fall. Der Versuch wurde fünfmal gemacht, dreimal bei homoplastischen Sylvatica-Zusammensetzungen, und zweimal wurden Palustris-Schwänze auf Sylvatica-Körper eingepflanzt. Die Ergebnisse aller fünf Versuche waren negativ, d. h. die Seitenorgane sind nicht auf den neuen Schwanz gewachsen, obgleich sie es mit Leichtigkeit tun, wenn der implantierte Schwanz normal orientiert ist (p. 84). Es war am vierten oder fünften Tag nach der Operation klar zu sehen, dass die Seitenlinie in jedem Fall an der Basis des überzähligen Schwanzes, entweder am Flossensaum, oder an der Achse desselben, in einem kleinen Haufen Sinnesorgane endigte.

Eine zweite Art Versuch wurde wie ein schon vorhin beschriebenes Experiment (V_6, p. 86) ausgeführt, mit dem einzigen Unterschied, dass beim Einpflanzen des einen Embryo in den Rücken des anderen, die Bauchseite des ersten nach dem Schwanz des anderen zu gerichtet wurde (Textfig. 21). Trotzdem

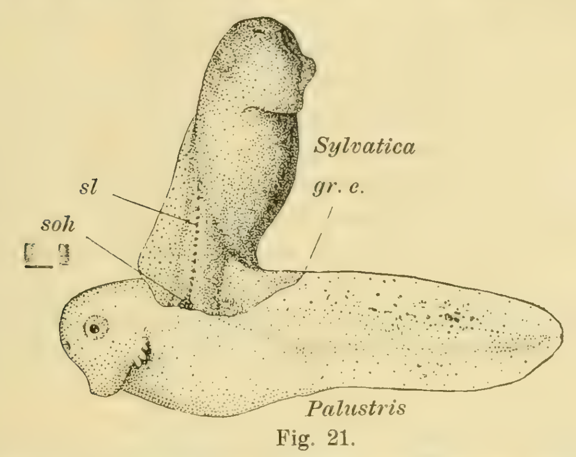


Fig. 21.

Experiment V_{10} — Konserviertes Exemplar, drei Tage nach der Verwachsung eingelegt. sl. = Seitenlinie; soh. = Haufen Sinnesorgane, die an der Verwachsungsgrenze das Ende der Seitenlinie bilden. gr. e. = Grenze zwischen Sylvatica- und Palustris-Epidermis. $\times$ 9½.

nun, wenn der Embryo anders herum implantiert wird, die Seitenorgane leicht vom ersteren in den anderen hineinwachsen, und sich bis zur Schwanzspitze vordrängen, sind hier sämtliche von den fünf untersuchten Fällen negativ ausgefallen; die Seitenlinie des eingepflanzten Komponenten endigt an der Verwachsungsgrenze in einem kleinen Haufen (soh.). Die Verschiebung der Epidermis des ersten Embryo auf die Rückenflosse vom Hauptembryo geschieht offenbar ohne von der Orientierung beeinflusst zu sein (vergl. Textfig. 15).

Die dritte von diesen Versuchsreihen ergab positive Resultate.

Das Experiment wird folgenderweise ausgeführt: Ein keilförmiges Stück wird aus der Gegend des Afters und der Schwanzbasis eines Palustris-Embryo herausgeschnitten; ein Sylvatica-Embryo, wovon der kaudale Teil abgeschnitten ist, wird dann in den Einschnitt des ersten Embryo eingeheilt, und zwar so, dass der Rückenflossensaum des zweiten Komponenten mit dem ventralen Flossensaum des ersten kontinuirlich ist. Hierdurch

kommen die Achsenorgane der beiden Schwänze in Berührung. Die normale Wachstumsbahn der Seitenorgane des zweiten (Sylvatica-) Komponenten endigt dann an der Schwanzbasis des anderen.

Es wurden hiervon nur zwei Fälle untersucht. Diese fielen verschieden aus, lassen sich aber direkt mit den Fällen mit einfach invertiertem Schwanze (p. 93) vergleichen.

Experiment T_6. — Die Heilung erfolgte in diesem Fall nicht ganz ohne Narbe, sodass an der rechten Seite Unregelmässigkeiten entstanden. Demgemäss wuchs die Seitenorgananlage an dieser Seite nicht weiter als die Verwachsungsgrenze der Achsenorgane. Drei Tage nach der Operation war es nämlich klar, dass die Seitenlinie an dieser Stelle in einem Haufen Sinnesorgane endigte. An der anderen Seite, der linken vom Palustris-Komponenten, verlaufen die pigmentierten Sinnesorgane vom Sylvatica-Komponenten anders (Textfig. 22). Die Seitenlinie

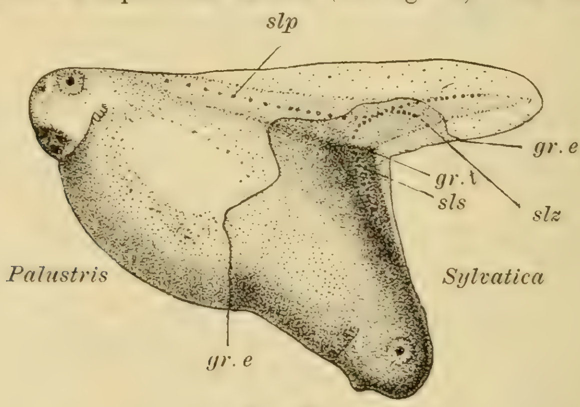


Fig. 22.

Experiment T_6, drei Tage nach der Verwachsung. slp. = Seitenlinie des Palustris-Komponenten; sls. = Seitenlinie des Sylvatica-Komponenten; slz. = atypischer Zweig der Seitenlinie: gr. e. = Epidermis-Grenze; gr. t. = Grenze zwischen den Myotomen der zwei Komponenten. × 9,5.

biegt sich recht scharf kaudalwärts, nachdem sie über die Stelle gelangt, wo die Körperachsen der zwei Embryonen zusammenstossen; sie erreicht die dorsale Myotomkante des Palustris-Schwanzes und erstreckt sich beinahe bis zur Spitze. Die Seitenlinie nimmt also die normale Wachstumsbahn des Palustris-Komponenten ein, trotzdem diese in Bezug auf die Seitenlinie dorso-ventral bezw. dextro-sinistral invertiert ist. Diese Befunde

liessen sich am lebenden Tier konstatieren, wie auch die Tatsache, dass die dunkle Haut des Sylvatica-Embryo sich beträchtlich über den Schwanz des anderen hin verschoben hatte. Das Doppeltier, welches zu dieser Zeit beträchtlich geschwollen war, wurde dann eingelegt. Die an Sagittalschnitten vorgenommene Untersuchung, die wegen der Krümmung des Exemplars gewisse Schwierigkeiten darbot, bestätigte die am Lebenden gemachten Beobachtungen, jedoch mit wichtigen Ergänzungen, die die Sachlage etwas ändern. Es ist nämlich an den Schnitten zu konstatieren, dass die Seitenlinie des Sylvatica-Komponenten mit der vom Palustris-Komponenten (Fig. 22 slp.) zusammentrifft, und dass die zwei Seitennerven sich verbinden. Das Präparat zeigt leider nicht deutlich, ob hinter der Stelle, wo die beiden Seitenlinien zusammenkommen, rein Palustris-Sinnesknospen vorhanden sind oder nicht. Hinter dieser Stelle findet aber jedenfalls eine Gabelung der Seitenlinie statt. Eine kurze Reihe Sinnesorgane wendet sich nämlich ventralwärts von der Hauptreihe. Die Sinnesorgane von beiden Reihen weisen eine starke Pigmentierung auf, sodass es ausser Zweifel ist, dass beide wenigstens zum Teil von Sylvatica-Herkunft sind.

Experiment T_7. — In diesem Falle erfolgte die Zusammenheilung sehr genau. Bei der weiteren Entwicklung verhielt sich das Tier mehr normal als der vorige Fall. Der Körper schwoll nicht so stark an und der Schwanz erreichte die normale Grösse

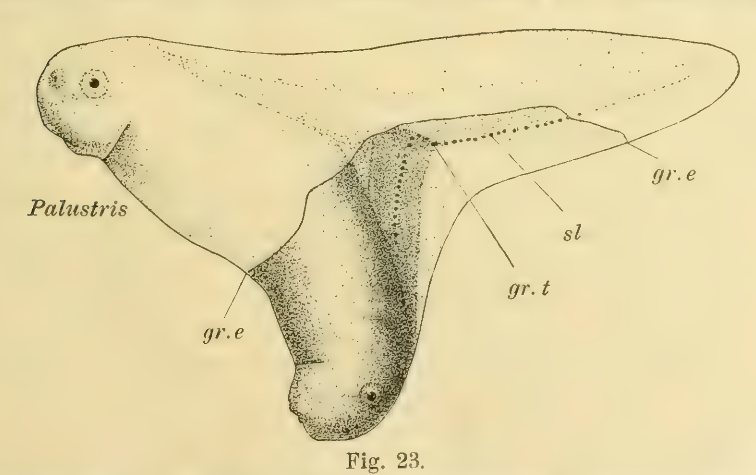


Fig. 23.
Experiment T_7, vier Tage nach der Zusammensetzung. Bezeichnungen wie in Fig. 22. × 9,5.

(Textfig. 23). An der rechten Seite des Tieres (Palustris-Komponenten) ist die Seitenlinie des Sylvatica-Embryo jedoch nicht über die Verwachsungsgrenze gekommen. Das Verhalten der Seitenlinie der anderen Seite wird in der Figur gezeigt. An der Verwachsungsgrenze der Schwanzachsen, biegt sie sehr scharf kaudalwärts um, erreicht die ventrale Myotomkante (Vergl. Experiment Inv. A_3 p. 95) und verläuft dort bis über die Grenze zwischen Palustris- und Sylvatica-Epidermis, jedoch ohne die Schwanzspitze zu erreichen. Die Untersuchung von Sagittalschnitten bestätigte diese Befunde, und zeigte noch dazu, dass die Seitenlinie des Palustris-Komponenten normal entwickelt war. Auf der einen Seite des Schwanzes bestanden somit zwei parallel mit einander verlaufende Seitenlinien.

γ. Besprechung der Resultate.

Bei der Betrachtung dieser Versuche ist die grosse Anzahl der negativen Fälle auffallend. und umsomehr wenn man berücksichtigt, dass bei den entsprechenden Versuchen, wo die Bestandteile der zusammengesetzten Tiere gleich orientiert sind, die Anlage der Seitenlinie in einer grossen Mehrheit der Fälle über die Verwachsungsgrenze und von dort ab normal weiter wächst. Aber der Umstand, dass auch beim Invertieren des einen Teilstückes das Auswachsen der Seitenlinie in einer guten Anzahl Fälle doch geschieht, schliesst die Möglichkeit aus, dass die Verhinderung des Wachstums in den negativen Fällen als ein Ausdruck eines polaren Zurückstossens seitens der Zellen der Umgebung aufzufassen wäre. Das Aufhalten der Anlage bei ihrem Auswachsen ist im Gegenteil, durch rein mechanische Hindernisse, wie Narbenbildungen, zu erklären. Narben und sonstige Unregelmässigkeiten entstehen sehr oft an der Verwachsungsgrenze zusammengesetzter Embryonen. Sie kommen jedoch viel häufiger vor, und sind in den einzelnen Fällen tiefer greifend bei Zusammensetzungen, wo die Teile nicht gleich orientiert sind, als in anderen Fällen. Die Unregelmässigkeiten können auf die Verschiebungen zurückgeführt werden, die die verschiedenen Gebilde bei der Entwicklung erfahren. Das beste Beispiel von solchen Verschiebungen findet sich, wie schon mehrmals erwähnt, in der Epidermis. Die Verschiebung ist grösser dorsal als ventral. Es ist nun nicht schwer zu verstehen, wie dies bei Embryonen mit invertierter Schwanzknospe

Faltenbildungen in der Schwanzflosse (Textfig. 20), hervorrufen kann. In der axialen Muskulatur sind ganz bestimmte Unterschiede zwischen dorsaler und ventraler Hälfte vorhanden, indem der ventrale Arm des <-förmigen Myotoms beträchtlich länger ist als der dorsale (Textfig. 18 und 20). Wenn, demgemäss, die dorsale Kante des transplantierten Schwanzes mit der ventralen des Schwanzstummels des Haupttieres zusammengepasst wird, so werden die Teile der Muskelsegmente sich nie ganz genau aneinander fügen. Es müssen dabei Unregelmässigkeiten entstehen. Wie bekannt, schmiegt sich die Epidermis an die Myotome so dicht an, dass sich in den frühen Entwicklungsstadien sogar bestimmte, den Kanten und Septen der Myotome entsprechende Verdickungen in der Epidermis finden (Textfig. 9, 13 und 15)[1]. Diese bilden sozusagen einen Abguss der darunter liegenden Gebilde; Bei den invertiert zusammengesetzten Exemplaren müssen die an der Verwachsungsgrenze auftretenden Unregelmässigkeiten in den Myotomen ebensolche in der darüber liegenden Epidermis hervorrufen. Auf diese Weise wird die Beschaffenheit der Wachstumsbahn der Seitenlinie geändert. Hieraus erklärt sich, weshalb die Anlage der Seitenlinie gerade in der Nähe der Verwachsungsnarbe der tiefer liegenden Gebilde (Myotome) in ihrem Wachstum stehen bleibt. Dass sie hier stehen bleibt, ist umsomehr von Interesse, als die Epidermis, der eigentliche Mutterboden der Seitenlinie, an dieser Stelle normal orientiert ist, denn wegen der Verschiebung dieser Hautschicht, fängt der invertierte Teil erst weiter distalwärts an.

Gehen wir nun zur Betrachtung der Fälle, bei denen die Seitenlinie in ihrem Auswachsen nicht verhindert war. In der grossen Mehrheit von diesen Fällen — es gibt ja nur eine Ausnahme — ergibt es sich, dass die Seitenlinie sich dorsal hält, d. h. dass sie an derjenigen Myotomkante verläuft, die in Bezug auf das ganze Tier dorsal liegt, trotzdem dass diese ursprünglich die ventrale Kante war. Die Wachstumsbahn, die in diesen Fällen eingeschlagen wird, ist also im Verhältnis zum ganzen Embryo fast normal, aber im Verhältnis zur unmittelbaren Um-

---

[1]) Miss Platt (94 und 96) hat diese leistenartigen Verdickungen bei Necturus beschrieben. Sie macht darauf aufmerksam, dass die Längsleisten dieselbe Lage einnehmen, wie später die Seitenlinien, dass aber letztere nicht aus den Leisten hervorgehen, sondern vom Kopfe auswachsen.

gebung d. h. zum Schwanze, ist sie eine ganz neue, indem sie an einer Stelle liegt, wo sich bei normalen Froschlarven[1]) niemals Sinnesorgane finden. Diese Verhältnisse liessen sich dadurch erklären, dass hier eine Heteromorphose[2]) vorläge, die durch die selbst-regulatorische Tätigkeit des Organismus hervorgerufen würde, oder in anderen Worten durch das „Bestreben" des Organismus, sich normal auszubilden. Der Einfluss des Gesamtorganismus auf die Entwicklung der Seitenlinie wäre also dem des Schwanzes überlegen, trotzdem letzterer die unmittelbare Umgebung der Wachstumsbahn bildet. Wenn man jedoch die tatsächlichen Befunde genauer prüft, so ergibt sich eine weniger mysteriöse Erklärung. Es ist dabei zunächst ins Auge zu fassen, dass der Verlauf der Seitenlinie in diesen Fällen dem normalen nicht ganz genau entspricht, indem sie, mit Ausnahme von einem Fall, an der Muskelnarbe recht scharf direkt zur Myotomkante abweicht, während beim normalen Embryo dies allmählich und erst weiter distalwärts geschieht. Die Ursache der Ablenkung liegt demgemäss offenbar in der Beschaffenheit der Verwachsungsnarbe. Es muss hier ein Hindernis geben, oder eine Art Weiche die die wachsende Anlage dorsalwärts rangiert. Wenn die Anlage nun die Myotomkante erreicht, wächst sie einfach weiter, trotzdem es die ventrale Kante des Schwanzstückes ist. Dies ist aber nicht zu verwundern, denn in Bezug auf die Topographie der Umgebung unterscheidet sich diese Kante nicht von der dorsalen, wie Querschnitte vom Schwanze zeigen (Textfig. 24). Es lässt sich aus den günstigsten Fällen schliessen, dass das Auswachsen der Anlage der fremden Myotomkante entlang ebenso leicht geschieht, wie in der normalen Bahn, denn die Seitenlinie kann auch an invertierten Schwänzen die Spitze der Schwanzachse erreichen (Experiment Inv. A_3). Die Tatsache, dass in manchen Fällen das Auswachsen an irgend einer Zwischenstelle aufhört, erklärt sich dadurch, dass sich Unregelmässigkeiten in der Epidermis

---

[1]) Es mag nicht ohne Interesse sein, zu merken, dass bei einigen Fischen, z. B. bei Batrachus (Clapp 98) eine Reihe Seitenorgane sich an der ventralen Myotomkante des Schwanzes vorfindet.

[2]) Das Wort Heteromorphose wird im allgemeinen nur bezüglich atypischer Bildungen gebraucht, die durch Regenerationsvorgänge erzeugt werden. Es scheint mir aber kein Missbrauch des Wortes zu sein, es in Fällen zu benutzen, wo es sich um rein ontogenetische Vorgänge handelt.

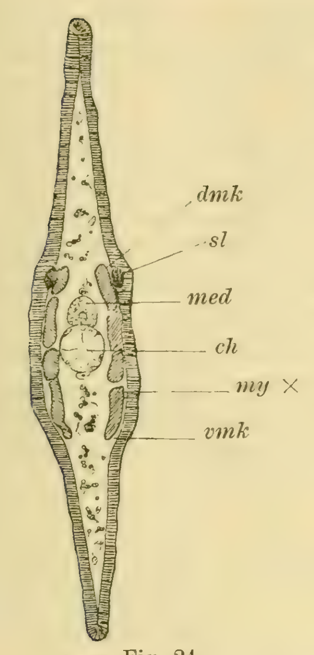


Fig. 24.

Querschnitt durch den Schwanz eines Embryo von Rana virescens, etwas über 5 mm lang (Vergl. Textfig. 5). sl. = Seitenlinie, dmk. = dorsale Myotomkante; vmk. = ventrale Myotomkante; my. = Myotom; med. = Medullarrohr; ch. = Chorda dorsalis. × 75.

hier vorfinden, oder dadurch, dass die Wachstumsenergie der Anlage durch die Überwindung der an der Muskelnarbe gelegenen Hindernisse geschwächt wird.

Der einzige Fall, der noch zu besprechen ist, ist derjenige (Experiment Inv. A8), wo die Seitenlinie einen ganz anderen Verlauf hat, indem sie sich an der Muskelnarbe ventralwärts wendet, dabei die normale Wachstumsbahn vom angeheilten Schwanz erreicht und derselben in ganz normaler Weise bis zur Spitze der Schwanzachse folgt. Hier ist also das Verhalten das umgekehrte von dem in den anderen Fällen, da die Seitenlinie einen in Bezug auf den Gesamtorganismus atypischen Verlauf aufweist, während in Bezug auf die unmittelbare Umgebung das Verhalten normal ist. Dieser Fall unterstützt somit die obigen Ausführungen, dass die Entwicklungsbahn der Seitenlinie nicht durch Einflüsse seitens des Gesamtorganismus bestimmt wird, und dass die Hindernisse, die sich an der Muskelnarbe bilden, es bestimmen, ob die wachsende Anlage dorsalwärts oder ventralwärts abgelenkt wird, oder ob sie dort stehen bleibt.

b. Cranio-kaudale Umkehrung der Teilstücke.

α) Wachsen der Anlage durch ein umgekehrtes Mittelstück.

Um ein Individuum mit umgekehrtem Mittelstück zu erhalten, ist es selbstverständlich notwendig, es aus drei Teilstücken zusammenzusetzen. Es gibt verschiedene Wege, um dies auszuführen, wovon aber der folgende der brauchbarste zu sein scheint. Ein Embryo wird in drei Stücke quergeschnitten. Der

eine Schnitt wird hinter der Vornierenwulst, der andere vor dem After gemacht. Das Mittelstück, das meistens durch die zwei Einschnitte sehr verletzt wird, wird nicht gebraucht. Von einem anderen Embryo schneidet man nun, am besten mit einer scharfen Scheere, den hinteren Teil des Körpers und dann den Kopf ab, um dadurch ein unversehrtes Mittelstück zu erhalten. Darauf werden die beiden Endstücke des ersten Embryo mit dem Mittelstück des zweiten auf übliche Weise zusammengesetzt, sodass ein Embryo von normaler äusserer Form entsteht, dessen Mittelstück jedoch umgekehrt ist (Textfig. 25), indem das ursprüngliche Kopfende jetzt nach dem Schwanz zu gerichtet ist. Trotz dieses tiefgreifenden Verfahrens gelingen solche Zusammensetzungen recht leicht. Die dadurch entstandenen Tiere sind zum Teil einer weiteren, gewissermassen normalen Entwicklung fähig, obgleich sie meistenteils nach einigen Tagen wassersüchtig werden und dabei zugrunde gehen.

Die Geschichte solcher Geschöpfe ist noch in manch anderer Hinsicht von Interesse und es ist meine Absicht, in einer späteren Arbeit darüber ausführlich zu berichten. Es sei jetzt nur folgendes angegeben: Die Lebensfähigkeit der Embryonen mit umgekehrtem Mittelstück ist eine sehr verschiedene, je nachdem diese oder jene Spezies zur Zusammensetzung gebraucht wird. Diejenigen, die vollständig aus Palustris-Gewebe bestehen, sowohl als solche, wo Kopf und Schwanz von Palustris-Art sind, während das Mittelstück von Sylvatica herstammt, können sich fast normal entwickeln und sogar wochenlang am Leben bleiben. Zunächst sind diese Larven ganz hilflos. Die einzelnen Bestandteile reagieren unabhängig voneinander auf mechanische Reize. Von Tag zu Tag aber werden ihre Bewegungen zweckentsprechender, bis nach Verlauf von einigen Tagen die Coordination der Bewegungen in den drei Stücken gut wird und die Larven kräftig schwimmen können. Das Nerven- bezw. Muskel-System passt sich also allmählich den neuen Verhältnissen an Im Darmtraktus bleiben aber gewisse Störungen, indem die Schlingen sich nicht in normaler Weise ausbilden. Die Larven nehmen Nahrung zu sich und in einigen Fällen finden Entleerungen per anum statt. Die Faeces sind jedoch nicht normal und es ist klar, dass der Darminhalt sich im Darm, wahrscheinlich am Anfang der umgekehrten Schlinge,

anhäuft.[1]) Die zusammengesetzten Exemplare, die ganz aus Sylvatica-Gewebe bestehen, oder die, die ein Sylvatica-Kopf- und Schwanzstück haben, entwickeln sich im Gegensatz zu den anderen nur bis zu einem gewissen Grad. Trotz vieler Versuche ist es mir wenigstens nie gelungen, derartige Tiere bis zum Dotteraufbrauch aufzuziehen. Die Zusammenheilung erfolgt leicht und während der ersten Tage kann die Entwicklung normal vor sich gehen. Jedoch entwickeln sich die äusseren Kiemen oft garnicht und die Herztätigkeit bleibt sehr schwach. In einigen Fällen wuchsen die äusseren Kiemen zwar normal und der Blutkreislauf kam in Gang, aber nachträglich wurde die Zirkulation schwach und die Kiemen atrophierten, wobei der Körper des Embryo stark anschwoll. Es sind nun gerade diese mit dem schwarz pigmentierten Kopf versehenen Zusammensetzungen, die für das bequeme Studium der Entwicklung der Seitenlinie nötig sind. Es stellt sich aber auf befriedigende Weise heraus, dass solche Embryonen vollständig lange genug leben, um die Ausbildung der Seitenlinie sich vollenden zu lassen, wie aus der Beschreibung der einzelnen Fälle zu entnehmen ist.

Experiment I_{12}. — Die Kopf- und Schwanzstücke eines Sylvatica-Embryo wurden mit dem umgekehrten Mittelstück eines Palustris-Embryo in der oben beschriebenen Weise zusammen-

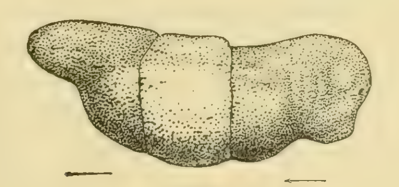


Fig. 25.

Experiment I_{12}. Sechsundeinhalb Stunden nach der Zusammensetzung. × 9,5.

gesetzt. Etwa sechs Stunden nach der Operation erwiesen sich die beiden Wunden als vollständig geheilt. Das Profil des Embryo zu dieser Zeit wird in der Textfigur 25 gezeigt. Zwei Tage später hatte der Embryo sich schon beträchtlich ausgebildet (Textfig. 26). Die kaudalwärts gerichtete Verschiebung der

---

[1]) Vergleiche die Versuche von Mall an Hunden (Johns Hopkins Hospital Reports, Vol. I).

Epidermis zeigte sich wie bei normal orientierten, zusammengesetzten Tieren. Die Seitenlinie (sl) war auf beiden Seiten

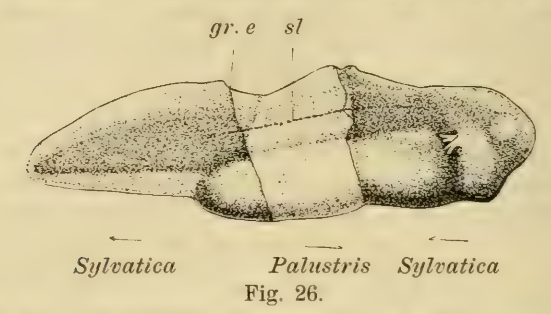


Fig. 26.

Experiment I_{12}. Zweiundfünfzig Stunden nach der Zusammensetzung. sl. = Seitenlinie; gr. e = Grenze zwischen Epidermis des Mittel- und Hinterstückes. × 9,5.

sehr deutlich. Es erstreckte sich nämlich eine dunkle Schnur pigmentierter Zellen von dem Kopfkomponenten über das helle Palustris-Mittelstück hinaus, genau wo bei normalen Tieren die Seitenlinie hingehört. Die Larve wurde noch vier Tage am Leben erhalten, währenddessen aber die Kiemenzirkulation sich nicht entwickelte und der Bauch beträchtlich anschwoll. Sie wurde dann konserviert. Schnitte zeigten normal ausgebildete Seitenorgane von Sylvatica-Art, die sich vom Kopfstück über den umgekehrten Mittelstreifen bis in das Schwanzstück hinein erstreckten. Die Organanlage ist also durch das umgekehrte Stück in ihre normale Entwicklungsbahn hineingewachsen.

Experiment I_{18}. In diesem gleichartig zusammengesetzten Exemplar liessen sich die einzelnen Stufen der Durchwanderung der Anlage der Seitenorgane durch das umgekehrte Stück verfolgen. Zwei Tage nach der Operation erstreckte sich der dunkel pigmentierte Strich nur ein Drittel vom Wege über das helle Mittelstück, während er am nächsten Tag das ganze Feld durchlief. Dies geschah aber nur auf der einen Seite; auf der anderen ist die dunkle Seitenorgananlage nie im hellen Feld erschienen. Nach fünf Tagen wurde das Tier eingelegt. Die Frontalschnittserie von diesem Exemplar zeigt die Beziehungen der Seitenlinie sehr deutlich. Die Reihe Sinnesorgane lässt sich leicht, beinahe bis zur Schwanzspitze, verfolgen, jedoch kommen Unregelmässigkeiten vor. Es finden sich im proximalen Teil des Mittelstückes einige atypische Organe, die am Lateralisstamm ganz von der

Epidermis getrennt liegen. Weiter distalwärts im Mittelstück sind die Sinnesorgane normal in der Epidermis gelagert. Offenbar hatte die Anlage beim Auswachsen eine Zeit lang ihren Mutterboden verlassen, um dann später wieder in ihre richtige Lage zu gelangen. Eine weitere Eigentümlichkeit besteht darin, dass zahlreiche Ganglienzellen am Anfang des Seitennerven, d. h. vom Vagusganglion bis zum kaudalen Ende des dritten Myotoms gelagert sind. Die Schnittpräparate sind ferner darin lehrreich, dass sie zeigen, weshalb die Seitenlinie auf der anderen (linken) Seite des Tieres nicht weiter als bis zum Kopfstück gewachsen war. Es hat sich nämlich an der Grenze zwischen Kopf- und Mittelstück eine Hautfalte gebildet, die wohl ein rein mechanisches Hindernis darstellt. Hier findet sich eine Anzahl atypisch entwickelter Sinnesorgane, die, nachdem das weitere Wachstum verhindert war, sich aus den dort angehäuften Zellen der Anlage entwickelt haben (Fig. 25).

Fünf Fälle dieser Art, wo Sylvatica-Kopf und -Schwanz mit Palustris-Mittelstück zusammengesetzt waren, wurden untersucht; wenn man die beiden Körperseiten berücksichtigt, sind es somit zehn Fälle. Von diesen zeigten fünf, dass die Anlage der Seitenorgane über das umgekehrte Mittelstück hinaus wuchs. Bei den negativ ausfallenden Fällen fand sich, wenigstens zum Teil, eine offenbare Ursache des Verhaltens. So war bei dem eben beschriebenen Exemplar das Hindernis rein mechanisch. In einem anderen Fall[1]) war das Tier sehr krankhaft und zeigte tiefgreifende Degenerationserscheinungen in allen Geweben; hier hatte die Anlage der Sinnesorgane auf beiden Seiten eine fast vollständige Histolyse erlitten.

β) Auswachsen der Anlage aus einem im Schwanz implantierten Hinterkopf.

Von einem Embryo (R. sylvatica) wird der dorsale Teil des Vagusgebiets, von einem anderen Embryo derselben Art ein Stück aus der Schwanzwurzel herausgeschnitten. Ersteres Stück, welches Ohrblase, Vagusganglion, Anlage der Seitenorgane, sowie ein kleines Stück des Markes und Teile von einigen Myotomen enthält, wird dann in die Lücke des Schwanzes eingeheilt, was ohne Schwierigkeit gelingt. Am nächsten Tag (Textfig. 27)

---

[1]) I16.

wird die Seitenorgananlage des Hauptkomponenten auf einer Seite des Embryo zerstört, um ihr Auswachsen und einen etwaigen Zusammenstoss mit der Anlage des implantierten Stückes zu verhindern. Dieser Versuch wurde fünfmal gemacht.

Experiment X_1. — Dieses Versuchstier wurde drei Tage nach der Transplantation eingelegt und darauf an Frontalschnitten untersucht. Es erwies sich, dass sich eine beträchtliche Narbe an der rechten Seite, wo das Occipitalstück implantiert war, gebildet hatte, und dass die Anlage der Seitenorgane nicht darüber hinaus gewachsen war. Auf der anderen Seite, wo die Anlage der Seitenlinie des Haupttiers nicht zerstört wurde, sind die Anlagen von beiden Komponenten ausgewachsen und stossen an der Grenze zusammen. Das Verhältnis der Nervenfasern zu der Sinnesanlage ist normal auf beiden Seiten

Experiment X_2. — Dieses Exemplar wurde schon zwei Tage nach der Operation eingelegt. Frontalschnitte zeigen, dass die Anlage der Seitenlinie des implantierten Stückes sehr schwach entwickelt ist und sich nicht bis zur Verwachsungsgrenze erstreckt. Das transplantierte Stück war in diesem Fall sehr klein, schloss auf der rechten Seite die Ohrblase nicht ein.

Experiment X_3. — Die Befunde bei diesem Embryo, der gleichfalls nach Verlauf von zwei Tagen konserviert wurde, gleichen denen des ersten Falles. Die Seitenlinie der einen Seite ist stark entwickelt, ist jedoch durch eine Narbe an der Grenze im Chordagewebe am weiteren Wachstum verhindert oder wenigstens angehalten. Es hat den Anschein, als wenn die Zellen der Seitenanlage sich hier stark anhäufen, und es ist als Möglichkeit zu betrachten, dass, wenn das Tier länger am Leben gehalten worden wäre, die Anlage das Hindernis doch überwunden hätte. Auf der anderen Seite, wo die Seitenanlage des Hauptkomponenten nicht herausgeschnitten wurde, erstreckt sich dieselbe nicht bis zur Verwachsungsgrenze. Die Anlage des implantierten Stückes ist nicht über die Grenze gewachsen, sondern ist an ihrem weiteren Vordringen durch Ungenauigkeiten der Heilung verhindert worden.

Experiment X_5. — Dieser Versuch lieferte ein positives Ergebnis. Das Aussehen des Embryo nach Zerstörung des Vagusganglions und der Anlage der Seitenlinie vom Hauptkomponenten wird in der Textfigur 27 wiedergegeben. Die Larve wurde noch

acht Tage nach der Operation am Leben gehalten. Sie entwickelte sich normal, nur in der Rückenflosse, wo das Stück eingepflanzt

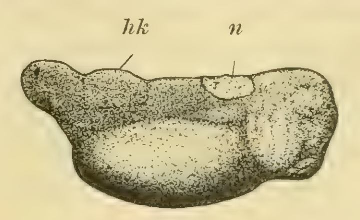


Fig. 27.

Experiment X_5. Unmittelbar nach der Zerstörung der Seitenlinie, einundzwanzig Stunden nach der Einpflanzung des Hinterkopfstückes (h. k.), n. = Narbe die bei der Entfernung der Anlage der Seitenlinie entstanden ist. × 9,5.

ist, ist ein Defekt vorhanden (Textfig. 28). Da die Kontinuität des Rückenmarks durch die Operation unterbrochen war, so sind die Schwanzbewegungen schwach und wenig zweckmässig.

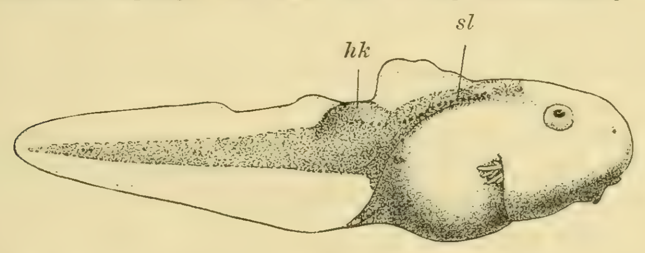


Fig. 28.

Experiment X_5. Sieben Tage später. h. k. = eingepflanzter Hinterkopf; sl. = Seitenlinie. × 9,5.

Das Studium der Schnittpräparate zeigt folgendes: Das eingeheilte Stück besteht aus einem Teil des Medullarrohrs, den Ohrblasen beider Seiten, beiden Vagusganglien und dem dorsalen Teil von vier Myotomen. Die Medulla dieses Stückes ist an beiden Enden mit dem Rückenmark des Haupt-Komponenten vereinigt.

Das Vagusganglion des kleinen Stückes ist auf der rechten Seite (im Verhältnis zur Hauptlarve) normal entwickelt. Gerade auf dieser Seite wurde die Anlage der Seitenorgane der Hauptlarve zerstört. Der n. lateralis (des implantierten Stückes) erstreckt sich wie ein normaler bis in das Gewebe des Hauptbestandteiles hinein und lässt sich dann bis zur Kopfnarbe verfolgen. An diesem Nervenstamm entlang findet sich eine Reihe von normal

differenzierten Sinnesorganen. Diese Reihe endigt in einem etwas unregelmässigen Haufen in der Nähe der Kopfnarbe (Textfig. 28). Sie nimmt die gewöhnliche Stellung der Seitenlinie ein. Aus diesem Verhalten ist es klar, dass die Anlage der Seitenlinie des kleinen implantierten Stückes einfach in der gewöhnlichen Bahn des Hauptkomponenten, aber in umgekehrter Richtung, d. h. nach dem Kopf zu gewachsen ist. Der Abstand des kleinen Stückes von dem vorderen Ende der Seitenorganreihe beträgt die Länge von ca. sieben Metameren.

γ. Auswachsen der Anlage von einem Embryo auf die Schwanzwurzel eines anderen und von dort aus nach dem Kopf des letzteren zu.

Von einer Anzahl Embryonen im frühen Transplantationsstadium (Textfig. 1) wurden die Anlage der Seitenorgane und der dorsale Teil des Vagusganglions durch einen keilförmigen Ausschnitt im Hinterhaupt entfernt. Ein Stück des Markes wird auch dabei herausgeschnitten und der Zusammenhang zwischen Gehirn und Rückenmark unterbrochen. Dieses verhindert aber nicht die weitere Entwicklung des Embryo. Die Methode erweist sich als eine bessere wie die im vorigen Abschnitt beschriebene, um Seitenorgananlage und Ganglion zu entfernen. Nach Heilung der Kopfwunde wird der Schwanz des Embryo an der Basis abgeschnitten, und von einem normalen Embryo wird der Schwanz entfernt. Der normale wird als Hauptkomponent bezeichnet, während der erstere, von dem das Vagusgebiet entfernt wurde, Nebenkomponent zu nennen ist. Die beiden Embryonen werden dann Ende gegen Ende zusammengeheilt (Textfig. 29).

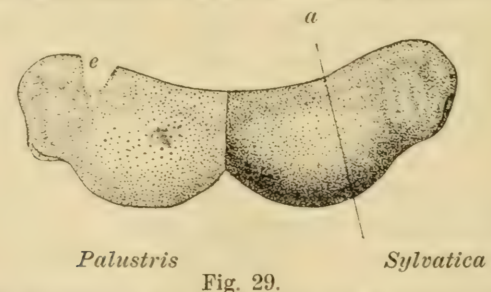


Fig. 29.

Schematische Darstellung der Ausführung von Experiment K und KQ. e = Einschnitt zur Entfernung der Anlage der Seitenlinie des Palustris-Komponenten. Die Linie (a) zeigt wo der Kopf bei der Ausführung vom Experiment KQ abgeschnitten wird.

Hierdurch werden die normalen Wachstumsbahnen von beiden Bestandteilen aneinander gebracht, sodass im Verlauf ihrer Entwicklung die Seitenlinie des Hauptkomponenten an das distale Ende der Bahn des anderen Komponenten geleitet wird.

Wegen der späten Laichzeit von R. palustris im verflossenen Jahr wurden für die ersten dieser Versuche lediglich Sylvatica-Embryonen benutzt, obgleich die Untersuchung solcher Zusammensetzungen wegen Mangel an Farbenunterschieden etwas umständlicher ist. Drei solche Fälle liegen vor.

Experiment K_{10}. — In diesem Fall wurde der Embryo drei Tage nach der Operation eingelegt. Da die Differenzierung noch nicht weit genug vorgeschritten war, um die Seitenorgane von der Oberfläche zu zeigen, so wurde die Untersuchung an Frontalschnitten vorgenommen. Es ergab sich, dass sich die beiden Körperseiten ungleich verhielten. Auf der linken Seite des Nebenkomponenten ist der laterale Teil vom Vagusganglion vollständig entfernt und es finden sich keine Spuren weder vom Seitennerv noch von Sinnesorganen in der Nähe vom Kopf dieses Komponenten. An der rechten Seite des Hauptkomponenten, die der linken des anderen entspricht, erstreckt sich die Reihe Seitenorgane normalerweise bis zur Verwachsungsgrenze und von dort an verläuft sie in der normalen Bahn des anderen Embryo, bis sie neben dem achten Myotom (von der Verwachsungsgrenze gerechnet) endigt. Die einzelnen Sinnesknospen sind normal differenziert. Im Bereiche des ebengenannten Segments findet sich das noch undifferenzierte wachsende Ende der Anlage. Es ist wohl anzunehmen, dass, wenn der Embryo länger gelebt hätte, die Anlage noch bis zur Kopfnarbe gewachsen wäre. Es sind sechs Myotome zwischen dem Ende der Anlage und dem Kopf vorhanden. Der Endteil der Anlage sieht im übrigen etwas dick und angehäuft aus, als wenn er gegen einen grösseren Widerstand als im normalen Fall kämpfte. Auf der anderen Körperseite, d. h. der linken vom Haupt-, der rechten vom Neben-Komponenten, ist der dorsale Teil des Vagusganglions und die Anlage der Sinnesorgane offenbar nicht vollständig durch den Kopfschnitt entfernt worden. Einige Ganglienzellen sind noch in dem betreffenden Teil des Vagus vorhanden und diese entsenden Nervenfasern, die den Seitennerv des Nebenkomponenten bilden. Der Seitennerv vom Hauptembryo verläuft normal, und

erstreckt sich bis in den anderen Embryo hinein, wo er sich wie auf der anderen Körperseite kopfwärts fortsetzt. Er ist hier mit den entsprechenden Nerven des anderen Komponenten kontinuierlich, obgleich die Verbindung recht schwach ist.

Die Seitenlinie erstreckt sich von Kopf zu Kopf In der Gegend des fünften Segments des Nebenkomponenten findet sich eine Anhäufung von Zellen und atypisch differenzierten Sinnesorganen, die die Stelle bezeichnet, wo die Anlagen der beiden Komponenten zusammengestossen sind. Wie zu erwarten war, ist die Anlage des Hauptkomponenten beträchtlich weiter ausgewachsen, als die des anderen, die nur ein Bruchteil der ursprünglichen ganzen Anlage ist.

Experiment K8. — Am sechsten Tage nach der Operation war der Verlauf der Seitenlinie in diesem Fall am lebenden Embryo zu beobachten. Auf der rechten Seite liess sie sich kontinuierlich vom Hauptkomponenten bis zur Kopfnarbe des anderen hin verfolgen. Auf der anderen Seite scheint die Sinnesorganreihe an der Verwachsungsgrenze mit einer kleinen Gruppe von Organen aufzuhören. Die an Frontalschnitten vorgenommene Kontrolle bestätigte und ergänzte diese Beobachtungen. Erstens war es leicht zu konstatieren, dass der dorsale Teil vom Vagusganglion durch den Kopfschnitt vollständig entfernt war und dass keine Spuren eines vom Nebenkomponenten herstammenden Seitennerven vorhanden waren. Der rechte Seitennerv lässt sich ohne Schwierigkeit vom Kopf des Hauptkomponenten fast bis zur Hinterkopfnarbe des anderen verfolgen. Der Nerv wird nach und nach sehr dünn und es fällt auf, dass die einzelnen Sinnesknospen nicht so nahe bei einander liegen, wie im normalen Fall. Die vorhandenen sind aber vollkommen normalen Aussehens. Es ist auch noch zu sehen, dass die Sinnesorgane in der Nähe der Verwachsungsgrenze beträchtlich dichter aneinander gedrängt sind als sonst. Die Schnittserie zeigt, dass sich auf der linken Seite ein grosser Haufen Sinnesorgane an der Verwachsungsgrenze vorfindet, und dass der grösste Teil des Seitennerven hier endigt. Es lässt sich nämlich ein dicker Ast hier in die Epidermis hinein verfolgen. Es ist aber auch klar, dass ein sehr zarter Ast dieses Nerven sich weiter in den Nebenkomponenten erstreckt, und es lassen sich hier auch einige normal entwickelte Sinnesknospen nachweisen. Diese müssen bei der Untersuchung

des lebenden Tieres übersehen worden sein. Dieser Versuch lässt sich so deuten, dass die auswachsende Anlage der Seitenlinie auf beiden Seiten an der Grenze gegen ein Hindernis stiess, das auf der rechten Seite zum grössten Teil überwunden wurde, das aber auf der linken das weitere Wachstum der Anlage fast vollständig gehemmt hatte.

Experiment K_7. — Dieser Fall wurde ausschliesslich am lebenden Tier untersucht. Fünf Tage nach der Zusammensetzung war der Verlauf der Seitenorgane leicht zu verfolgen. Auf beiden Körperseiten erstreckt sich eine einfache Reihe Sinnesorgane der normalen Bahn am Hauptkomponenten entlang und setzt sich ohne Unterbrechung oder sonsige Unregelmässigkeiten in die normale Bahn des zweiten Embryo bis zu dessen Kopfnarbe fort. Angesichts der regelmässigen Anordnung der Sinnesorgane ist es fast ausgeschlossen, dass irgend welche davon aus der etwa nicht ganz zerstörten Anlage des Nebenkomponenten herstammen. Wenn solche vorhanden wären, so hätten sie ohne Zweifel Störungen im Verlauf der vom Hauptkomponenten auswachsenden Organe hervorgerufen.

In einer zweiten Reihe Versuche dieser Art wurden normale Sylvatica - Embryonen mit Vagus- und Sinnesorgananlagen ermangelnden Palustris - Embryonen zusammengeheilt. Dies hat offenbar den Vorteil, dass schon am lebenden Tier der Verlauf der Seitenorgane zu beobachten ist, ohne dass etwaige Verwechslungen mit aus dem Nebenkomponenten herstammenden Organen vorkommen können.

Fünf Versuche[1]) wurden zunächst gemacht, worin die Schwänze der Embryonen einfach quer hinter dem After abgeschnitten wurden. Diese verliefen merkwürdigerweise alle negativ, d. h. die Anlage der Seitenorgane ist nicht über die Verwachsungsgrenze gewandert, sondern sie hat sich an dieser Stelle in einen unregelmässigen Haufen Sinnesorgane differenziert.

Späterhin habe ich dann noch vier weitere Fälle untersucht, wobei beide Larven kürzer, d. h. vor dem After, abgeschnitten wurden. Ausserdem wurden etwas ältere Sylvatica-Embryonen gebraucht. Durch diese Maassregeln wird die Bildung von Hautfalten an der Verwachsungsgrenze vermieden und die aus-

[1]) K_{11}—K_{15}.

wachsende Sinnesorgananlage des Sylvatica-Embryo erreicht den anderen Komponenten, ehe dessen Gewebe zu weit differenziert sind. Es ist nämlich wahrscheinlich, dass der Grad der Gewebsdifferenzierung, der Wachstumsbahn entlang, von Einfluss auf das Wachstum der Seitenorgananlage ist (Vergl. p. 126).

Von den vier derartigen Fällen ergaben zwei positive Resultate [1]). Schon nach Verlauf von sechsundzwanzig Stunden — die Temperatur war inzwischen recht hoch gewesen — zeigte sich die pigmentierte Sylvatica - Sinnesorgananlage als dunkler Strich, der sich von der Verwachsungsgrenze bis zur Hinterkopfnarbe erstreckte. Am nächsten Tage traten die einzelnen Sinnesorgane sehr deutlich hervor (Textfig 30). Dies war das Verhalten in

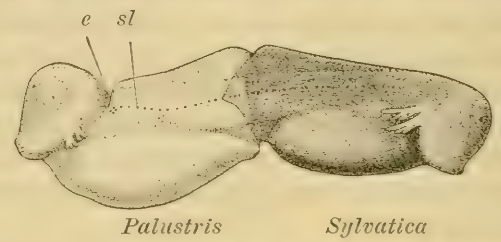


Fig. 30.

Experiment K_{17}. Zweiundfünfzig Stunden nach der Verwachsung. sl. = Seitenlinie; e. = Narbe der Wunde zum Zweck der Entfernung der Seitenorgananlage. × 9,5.

zwei von den Fällen. Im dritten zeigten sich die Sylvatica-Sinnesorgane überhaupt nicht am Palustris-Körper. Doch in diesem Fall waren die beiden Embryonen nicht sehr genau aneinandergepasst. Der vierte Fall zeigte auf einer Seite einige dunkel pigmentierte Sinnesorgane in der hellen Palustris-Haut; sie erstreckten sich aber nicht bis zum Kopfe hin.

d) Auswachsen der Anlage in eine umgekehrte Wachstumsbahn ohne Zusammenhang mit dem Vagusganglion.

Bei der Ausführung dieses Experiments, werden zunächst zwei Embryonen, ein Palustris-Embryo, dessen Vagusregion entfernt worden ist, und ein normaler Sylvatica-Embryo, wie im soeben beschriebenen Versuch, vereinigt (Textfig. 29). Am nächsten Morgen, d. h. ehe die Anlage der Seitenorgane über

[1]) K_{16} und K_{17}.

die Verwachsungsgrenze gewachsen ist, wird der Kopf des Sylvatica-Komponenten eben hinter dem Vornierenwulst quer abgeschnitten (Textfig. 29 bei a), wodurch das Vagusganglion entfernt wird. Das Ende der wachsenden Anlage der Seitenlinie liegt aber im Körper des Sylvatica-Komponenten hinter der Durchschneidungsstelle. In den ersten Versuchen wurden die zusammengesetzten Embryonen in diesem Zustand gelassen, starben aber in allen Fällen ab. Um widerstandsfähigere und sozusagen vollständigere Individuen zu erzeugen, wurde dann in den weiteren Versuchen ein Palustris-Schwanzstück an der Stelle des abgeschnittenen Kopfes angeheilt. Dadurch bekommt man einen Embryo mit einem umgekehrten Mittelstück, das die Anlage der Sinnesorgane enthält (Textfig. 31).

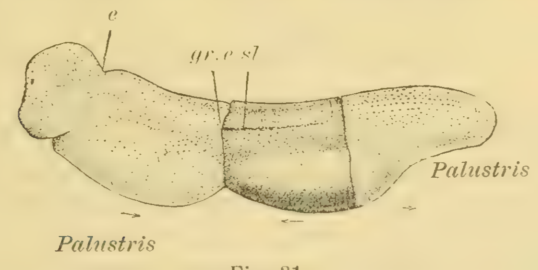


Fig. 31.

Schematische Darstellung der Ausführung von Experiment KQ. Vergl. auch Fig. 29. sl. = Seitenlinie; e. = Narbe die bei der Entfernung der Anlage der Seitenlinie des Palustris-Komponenten entstanden ist; gr. e. = Epidermis-Grenze.

Der Versuch wurde zwölfmal wiederholt, brauchbare Resultate wurden in sechs Fällen erzielt. Bei den anderen sechs starben entweder die Embryonen oder waren wegen ihres allgemein krankhaften Zustandes zu verwerfen.

Experiment KQ4. — Die Zusammensetzung der zwei Embryonen wurde in diesem Fall sofort ausgeführt, nachdem das Vagusganglion und die Sinnesorgananlage des Palustris-Komponenten durch den Hinterkopfschnitt entfernt wurde, ohne auf die Zuheilung der dadurch entstandenen Wunde zu warten. Am nächsten Tag, als noch keine Spuren von einem dunklen Strich im hellen Palustrisfeld vorhanden waren, wurde der Sylvatica-Kopf durch einen Palustris-Schwanz ersetzt. Einen Tag später war auch noch nichts von der dunklen Seitenlinie zu sehen, jedoch, am nächsten Tag, d. h. drei Tage nach der ersten Operation, zeigte

sich an der linken Seite des Palustris-Körpers eine Reihe von Sylvatica-Sinnesorganen, die sich fast bis zur Kopfnarbe erstreckten, wo sie gegen das Ende ihres Verlaufs dorsalwärts bogen und die dorsale Myotomkante erreichten. Rechts erstreckten sich die

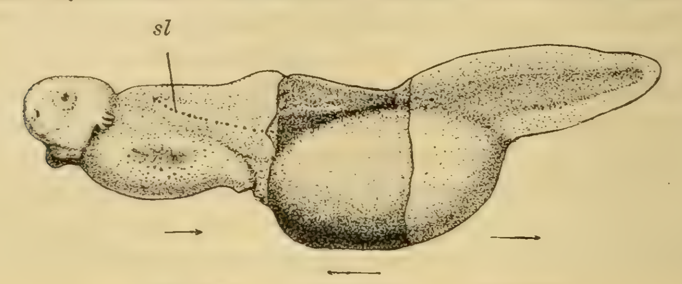


Fig. 32.
Experiment KQ4. Zwei Tage nach der Abschneidung des Kopfes des Sylvatica-Komponenten (Vergl. Fig. 29). × 9,5.

Sylvaticaorgane um den halben Weg von der Verwachsungsgrenze bis zur Kopfnarbe. Zu dieser Zeit wurde die Larve eingelegt und später mittelst einer Frontalschnittserie untersucht. Was die dunkel pigmentierten Sylvatica-Sinnesknospen anbetrifft, so bestätigen die Schnitte die am lebenden Exemplar gemachten Angaben. Diese Sinnesorgane lassen sich vom Sylvatica-Mittelstück bis in den Palustris-Bestandteil verfolgen. Sie sind zum grössten Teil normal differenziert. Der letzte der Reihe findet sich links im Bereich des dritten Myotoms. Der dazu gehörige Seitennerv ist auf beiden Seiten äusserst mangelhaft entwickelt, ungefähr wie bei den anderen Versuchen (p. 72), wo das Vagusganglion entfernt wurde. Der Rest des Nerven erstreckt sich auch nicht bis zum Ende der Sinnesorganreihe. Die Schnitte zeigen, dass die Kopfwunde leichter war, als beabsichtigt. Beide Gehörblasen sind vorhanden, sowie ein grosser Teil vom lateralen Vagusganglion. Sinnesorgane, die offenbar aus dem Palustris-Komponenten entstammen, sind auch vorhanden, sind aber unregelmässig differenziert und angeordnet. Sie bilden nur die dorsale Reihe, und werden von einem Nervenstamm, der aus dem Vagusganglion entspringt, versorgt. Dieser Stamm wird linkerseits durch ein beträchtliches Faserbündel verstärkt, welches von der Schnittfläche der Medulla entspringt[1]). Die Hauptreihe der

[1]) Vergl. Experiment. Q_7, p. 77.

Sinnesorgane dieses Komponenten ist gar nicht entwickelt, ihre Bahn ist von den oben beschriebenen vom Sylvatica-Komponenten herstammenden Organen eingenommen. Zwischen diesen und der oben genannten, dem Palustris-Bestandteil zugehörenden dorsalen Reihe Organe, besteht keine Verbindung.

Experiment KQ5. — Dieser Fall wurde gleich dem vorhergehenden operiert und zwar noch am selben Tag. Der weitere Verlauf war auch ganz ähnlich. Drei Tage nach der ersten Operation fand sich auf einer Seite eine Reihe dunkler Sinnesorgane, die sich in einer gebogenen Linie bis zur Palustris-Kopfnarbe erstreckte, wo sie dort in einer kleinen Schleife endigte. Auf der anderen (rechten) Seite nimmt die Seitenlinie des Sylvatica-Komponenten zwei Drittel der Strecke bis zum Kopf ein. Die Frontalschnitte durch dieses Exemplar weisen manches von Interesse auf. Da die Verhältnisse auf den beiden Seiten recht verschieden sind, so wird es zweckentsprechend sein, sie getrennt zu behandeln. Auf der linken Seite ist es klar, dass nicht nur der dorsale Teil vom Vagusganglion und die ganze Seitenorgananlage, sondern auch die Gehörblase durch den Kopfschnitt vollständig entfernt wurden. Die Sylvatica-Sinnesorgane sind leicht zu konstatieren, indem sie eine Reihe bilden, die vom Sylvatica-Mittelstück an kontinuierlich ist. Der Nerv hat dieselbe Beschaffenheit wie in den anderen Fällen, wo der Vagus abgeschnitten wurde, d. h. es finden sich im proximalen Teil einige verkümmerte Fasern und einige Scheidezellen. In diesem Fall wird aber der vom Sylvatica-Mittelstück herstammende Seitennerv durch einen Nerv verstärkt, der aus dem Palustris-Kopfstück entstammt und zwar aus dem Facialis. Dieser Ast ist nicht so stark als der normale Seitennerv und er verjüngt sich nach dem Schwanze zu. Es lässt sich aber ein äusserst feiner Strang kontinuierlich in den vom Sylvatica-Komponenten kommenden Seitennervenrest hinein verfolgen. Einige von den Sylvatica-Sinnesorganen liegen im Bereich des vom Palustris-Facialis entspringnden Nerven, jedoch ist es nicht durch direkte Beobachtung nachzuweisen, ob dieser Nerv die Sinnesknospen tatsächlich innerviert. Auf der rechten Seite des Palustris-Komponenten sind die Verhältnisse insofern anders, als die Gehörblase, sowie auch ein grosser Teil von dem lateralen Vagusganglion erhalten geblieben ist. Auch muss die Anlage der Seitenorgane beim Palustris-Embryo

nicht vollständig zerstört worden sein, denn es finden sich einige vom Palustris herstammende Sinnesknospen im proximalen Teil des Palustris-Komponenten. Die Sylvatica-Sinnesorgane erstrecken sich in einer Reihe, die die normale Bahn innehält, bis zu einer Verdickung in der Haut, die neben dem dritten Myotom liegt. Diese Verdickung ist offenbar dadurch entstanden, dass die Sinnesorgananlagen der beiden Komponenten hier zusammengestossen sind: die Palustris-Organe finden sich nämlich kopfwärts davon. Der kräftige vom Palustris-Vagusganglion entspringende Seitennerv verläuft bis zur obengenannten Hautverdickung, wo er zum grösseren Teil endigt. Einige Fasern gehen aber weiter der Reihe der Sylvatica-Sinnesorgane entlang und verlieren sich dann schliesslich im Nervenrest, der aus dem Sylvatica-Komponenten herstammt. Dieser Nerv hat dasselbe verkümmerte Aussehen, wie bei den anderen Embryonen, denen das Vagusganglion genommen worden ist.

Die übrigen vier Fälle wurden lediglich am lebenden Tier untersucht. Der eine[1]) verhielt sich an beiden Körperseiten wie die soeben beschriebenen. Bei zwei Fällen sind jedoch die Sylvatica-Sinnesorgane nur auf der einen Körperseite ausgewachsen, und in einem Fall[2]) waren sie offenbar nicht in der normalen Bahn geblieben, sondern haben sich in einer unregelmässigen Anordnung differenziert. In einem anderen Fall[3]) ist die Anlage auf der rechten Seite um ca. zwei Drittel vom Wege bis zum Kopf ausgewachsen. Im vierten Fall[4]) war die Anlage der einen Seite schon recht weit über die Grenze gewachsen, ehe der Sylvatica-Kopf abgeschnitten wurde und demgemäss ist das Resultat nur auf der anderen Seite von Gültigkeit. Hier erstrecken sich die Sinnesorgane halbwegs bis zum Kopf hin.

Wenn man die Ergebnisse der sechs Versuche, also neun Fälle im ganzen, da die Verhältnisse sich bei jedem Exemplar bis auf die eben genannten Ausnahmen auf den beiden Körperseiten wiederholen, zusammenstellt, so ergibt sich dieses: die Seitenorgananlage ist nach Entfernung des sie innervierenden Vagusganglion in die normale Wachstumsbahn in umgekehrter Richtung ausgewachsen, und zwar durch die ganze mögliche Strecke bis zum Kopf in drei Fällen, durch zwei Drittel dieser Entfernung in dreien, und durch die Hälfte der Entfernung in

---

[1]) KQ_2, [2]) KQ_6, [3]) KQ_{10}; [4]) KQ_3.

zweien, in zwei Fällen ist sie gar nicht ausgewachsen und in einem hat sie sich atypisch entwickelt.

ε. Besprechung der Resultate.

Angesichts der obigen Versuche über zusammengesetzte Organismen mit umgekehrten Teilstücken kann nicht daran gezweifelt werden, dass die Anlage der Seitenlinie imstande ist, auch kopfwärts, statt wie beim normalen Embryo nach dem Schwanze zu, zu wachsen. Die normale Wachstumsbahn ist in beiden Richtungen durchgängig. Bei vielen Versuchen ist zwar kein positives Resultat erzielt worden, sondern die Anlage ist an der Grenze des umgekehrt orientierten Gewebes stehen geblieben. Die negativen Ergebnisse beeinträchtigen aber den obigen Schluss ebensowenig, wie bei den schon besprochenen Versuchen über dorso-ventrale Umkehrung, denn in diesen wie in jenen Fällen lässt sich das Anhalten der auswachsenden Anlage durch zufällige Hindernisse wie Narben und Faltenbildungen erklären, die in der Wachstumsbahn auftreten.

In mehreren Fällen, wo das Auswachsen der Seitenlinie in umgekehrter Richtung geschah, war es aber klar, dass die Sinnesorgane oft nicht so stark an Zahl wie normal auftraten, und dass nicht immer die ganze Bahn durchwachsen wurde. Dieser Befund lässt sich in einzelnen Fällen durch bestimmte Hindernisse erklären, z. B. durch einen Zusammenstoss zwischen der umgekehrt auswachsenden Anlage und dem Rest der Anlage vom anderen Komponenten, die zufällig nicht ganz zerstört wurde (Experiment K_{10}, p. 113). Es gibt ausserdem Hindernisse, wogegen die wachsende Anlage zu kämpfen hat, die aber bei Versuchstieren mit umgekehrten Teilstücken nicht zu vermeiden sind. Es sind wenigstens zwei Bedingungen, die hierbei notwendigerweise hemmend wirken müssen. Die erste ist die schon vielfach besprochene schwanzwärtz gerichtete Verschiebung der Epidermis, denn diese findet gerade während der Zeit statt, wo die Anlage der Seitenlinie in dieselbe Richtung wächst. Letztere schwimmt also bei der normalen Entwicklung mit dem Strom. Wenn sie nun nach dem Kopfe zu wächst, wie sie es in den betreffenden Versuchen tut, so muss sie gegen diese Verschiebung der Epidermis arbeiten. Das andere störende Element ist das allmähliche Vorschreiten

der Differenzierungsvorgänge in den verschiedenen Gebilden vom Kopfe nach dem Schwanze zu, wie es bekanntlich bei den Wirbeltierembryonen vorkommt, denn das Auswachsen der Seitenlinie hängt gewissermassen vom Differenzierungsstadium der Wachstumsbahn ab (p. 126). Bei der normalen Entwicklung wächst die Anlage in dieselbe Richtung, wie die Differenzierungswelle in den verschiedenen daran liegenden Geweben. Mit anderen Worten bewegt sich die Anlage von dem höher nach dem weniger differenzierten Teil der Wachstumsbahn zu. Wenn nun die Anlage in umgekehrte Richtung wächst, so muss sie allmählich in eine Gegend geraten, wo die Gewebe sich weit über das normale hinaus differenziert haben. Es findet sich also eine ungezwungene Erklärung für die etwaige Mangelhaftigkeit in der Ausbildung der Seitenlinie, die durch ihre Wachstumsbahn in umgekehrter Richtung gewachsen ist.

Bei den Larven mit umgekehrtem Mittelstück (Experiment I_{12}) ist ein richtender Einfluss der annähernd normalen Gestalt vom Gesamtorganismus auf die Entwicklung der Seitenlinie nicht ausgeschlossen; wie oben nachgewiesen, weichen nämlich solche Embryonen nur wenig von der normalen Form ab. Dagegen kann in den Fällen, wo die Seitenlinie aus einem ganz kleinen, am Schwanze implantierten Kopfstück wächst, und vor allem in den an letzter Stelle beschriebenen Versuchen (KQ), wo die Seitenlinie aus einem umgekehrten Stück nach dem Kopfe zu wächst, sogar ganz ohne Zusammenhang mit dem Vagusganglion, der Einfluss des Organismus als Ganzes, wenn solche Einflüsse überhaupt existieren, nicht zu Gunsten, sondern nur gegen das Auswachsen gewirkt haben.

Die Versuche zeigen somit, in welch hohem Grad die Entwicklungsvorgänge der Seitenlinie von der Umgebung und von der Gestalt des Organismus unabhängig sind. Die Gewebsteile, die die normale Wachstumsbahn bilden, üben durch ihre Orientierungsweise im Embryonalkörper keinen Richtungsreiz auf das Auswachsen der Anlage aus. Die Polarität der Zellen der Umgebung hat nichts mit diesem Entwicklungsvorgang zu tun, ebenso ist es ausgeschlossen, dass das Auswachsen der Seitenlinie durch Chemotaxis zustande kommt, denn es liegt im Wesen eines derartigen Reizes, dass er in einer bestimmten Richtung anzieht oder abstösst.

4. Wachstum und Differenzierung der Seitenlinie in atypischer Lage.

Unter atypischer Lagerung der Seitenlinie verstehe ich das Auftreten von Seitenorganen an Körperstellen, die ausserhalb der normalen Linien liegen, wo also bei normalen Individuen niemals Sinnesknospen vorkommen. Wenn solche atypisch gelegene Sinnesorgane auftreten, so heisst das, dass die Anlage der Seitenlinie bei ihrer Entwicklung sich in eine fremde Gegend vorgedrängt haben muss.

Das schlagendste Beispiel von einem derartigen Ereignis ist schon oben bei der Entwicklung der Seitenlinie auf invertierten Schwänzen besprochen worden (p 95). Es wurde hier in einer Anzahl Fälle nachgewiesen, dass die Seitenlinie an der ventralen, statt wie im normalen Falle, an der dorsalen Myotomkante auswächst (Textfig. 18).

Noch ein wichtiger Fall vom Auswachsen in eine atypische Gegend zeigte sich bei einem Embryo mit umgekehrtem Mittelstück (Experiment I18). Es handelt sich hier um die Ablenkung der Anlage der dorsalen Sinnesorganreihe, durch eine bei der Verwachsung entstandene Hautfaltenbildung. In diesem Fall hat sich nämlich zwischen dem Kopf- und Mittelstück eine Einknickung in dem dorsalen Flossensaum gebildet. Aus der Frontalschnittserie dieses Embryo ist es ersichtlich, dass die Anlage der rechten Seite durch diese Einknickung medialwärts gelenkt worden ist und schräg durch die Rückenflosse bis zur anderen Seite verläuft (Fig. 26). Hier spaltet sich die Anlage, wovon der eine Teil sich weiter ventralwärts erstreckt, ohne sich weiter schwanzwärts zu wenden. Der andere schwächere Teil verläuft nur eine kurze Strecke nach dem Schwanze zu, nachdem er wieder von der linken Körperseite abschweift. Die Sinnesorgane (at. so) sind nicht typisch differenziert. Der Nerv (s. n.) folgt der Anlage bis zur anderen Seite der Flosse. Es ist auch klar, dass Sinnesorgananlage und Nerv eine Achsendrehung erfahren haben, indem der Nerv jetzt zwischen Epidermis und Anlage liegt, anstatt innerhalb der letzteren zu sein.

Auch wurden Experimente besonders für den Zweck angestellt, direkt zu prüfen, in wie weit die Fähigkeit, sich in atypische Gegenden zu begeben, der Anlage der Seitenlinie zuzuschreiben sei. Es wurde nämlich durch Verwachsungen versucht, die

Anlage zu Körperstellen eines anderen Embryo zu führen, von wo aus die normale Wachstumsbahn desselben nicht unmittelbar zu erreichen war.

In einer Versuchsreihe wurde der eine Embryo in den Bauch eines anderen eingepflanzt, auf ähnliche Weise wie im Experiment T_7 (p. 101), aber mit dem Unterschied, dass der erste Embryo weiter kopfwärts und dabei nicht so tief implantiert wurde. Fünf Versuche dieser Art wurden gemacht, und zwar drei mit der Kombination Sylvatica-Palustris, wo der Rücken des eingepflanzten Sylvatica-Embryo nach dem Schwanz des Palustris-Komponenten zugekehrt wurde. Bei den zwei anderen wurde die Bauchseite des eingepflanzten Embryo, der hier Virescens-Art war, nach dem Schwanz des anderen zugekehrt. Sämtliche Versuche ergaben negative Resultate, die aber von Bedeutung sind

Experiment T_1. In diesem Fall heilten die zwei Embryonen genau zusammen, ohne dass beträchtliche Narbenbildungen zustande kamen. Nach Verlauf von vier Tagen, währenddessen beide Embryonen sich fast wie normal ausgebildet hatten, zeigte sich eine bedeutende Verschiebung der Epidermis des Sylvatica-Komponenten auf die ventrale Schwanzflosse des anderen hin. (Vergl. Experiment T_7, Fig. 23). Jedoch waren hier keine Spuren von Sinnesorganen aufzufinden. Die Untersuchung von Schnitten zeigt, dass die Sinnesorganreihe in einem an der Verwachsungsgrenze gelegenen Haufen endigt. Auf der einen Seite liegt das Ende der Seitenanlage sogar ganz unter der Epidermis innerhalb des Mesenchyms.

Bei einem von den anderen Fällen[1]), wo der Rücken des implantierten Embryo schwanzwärts gekehrt war, verlief das Experiment ebenso. Dieselbe Verschiebung der Epidermis fand statt. Schnitte zeigten ebenfalls, dass die Sinnesorgane an der Verwachsungsgrenze in einen Haufen endigten.

In eine zweite Reihe gehören einige Versuche, wo ein schwanzloser Embryo am Kopf eines anderen gepflanzt wurde. Bei dem ersten[2]) dieser Experimente war ein Sylvatica-Embryo, dessen Schwanz an der Wurzel abgeschnitten war, an die Fläche einer kleinen, im Scheitel befindlichen Wunde eines Palustris-Embryo

[1]) T_4.

[2]) O_4.

angeheilt. Auch hier wuchs die Seitenorgananlage nur bis zur Grenze hin, wo sich nach Verlauf von drei Tagen ein kleiner, unregelmässiger Haufen Sylvatica-Sinnesknospen vorfand. Ein anderer Fall[1], wo ein Palustris-Embryo auf einen Sylvatica-Embryo gesetzt wurde, wurde mittelst Schnittpräparaten untersucht. Die Sinnesorganreihe des Palustris-Komponenten lässt sich eine ganz kurze Strecke über die Grenze verfolgen und zwar rechts nach vorn und links nach hinten. Die Reihe endigt bald und es lässt sich nichts Positives daraus schliessen. Ausserdem können sehr leicht Verwechslungen mit dem auf dem Kopf befindlichen, normal vorkommenden Sinnesorgan vorkommen.

Es sind noch andere, schon oben beschriebene Versuche zu berücksichtigen, die mit der Fähigkeit der Seitenorgananlage, in atypische Gegenden auszuwachsen, in Zusammenhang stehen. Diese sind die zahlreichen Versuche über Änderung in der Richtung der normalen Bahn und die verschiedenen Umkehrungsversuche, die negativ ausfielen, d. h. diejenigen, wo das Wachstum der Sinnesorgananlage an der Verwachsungsgrenze unterblieb. Bei keinem von diesen Experimenten, wo die Anlage nicht von dem einen Komponenten in die normale Bahn des anderen geführt wurde, mit Ausnahme des oben beschriebenen, ist die Anlage in einer fremden Bahn ausgewachsen. Wenn sie diese Fähigkeit in einem hohen Grad besässe, so wäre es anzunehmen, dass z. B. bei der Einpflanzung eines Embryo in den Rücken des anderen die Anlage der Sinnesorgane quer über letzteren wachsen würde. Es hat aber stets an einem solchen Resultat gefehlt.

Es ist dann klar, nach allen den in diesem Abschnitt angeführten Versuchen, dass die Seitenorgananlage nur in sehr vereinzelten Stellen auswachsen und sich normal differenzieren kann. Ausser den normalen Wachstumsbahnen ist nur eine andere Bahn aufgefunden worden, d. h. die der ventralen Myotomkante entlang gelegene, wo die Anlage diese Fähigkeit besitzt. Es wurde aber schon oben darauf hingewiesen, dass in Bezug auf die Topographie diese Bahn der normalen an der dorsalen Myotomkante gelegenen vollständig gleicht (Fig. 24). Die anderen verschiedenen Körperstellen, wo die Anlage nicht weiter

---

[1]) O1.

hineinwächst, unterscheiden sich durch ebensolche topographische Beziehungen von der normalen Bahn. Diese Umstände sind von besonderer Wichtigkeit, indem sie darauf hinweisen, dass das Vorgebildetsein der normalen Bahn auf die physischen Eigenschaften derselben zurückzuführen ist, obgleich die verschiedenen natürlichen Bahnen unter sich Unterschiede aufweisen.

Über das zeitliche Bestehen der Wachstumsbahn während des Entwicklungsverlaufs.

Es ist ja aus einigen von den schon beschriebenen Versuchen zu ersehen, dass die Fähigkeit der Seitenorgananlage, auszuwachsen, nicht von einem ganz bestimmten Entwicklungsgrad der umliegenden Gewebe abhängt. Wäre das Gegenteil der Fall, so wäre es zum Beispiel unmöglich, dass die Anlage jemals in umgekehrter Richtung auswüchse, denn die Differenzierung des Körpers schreitet bekanntlich vom Kopf aus in kaudaler Richtung vor. Auch würde das Auswachsen der Anlage nur höchst selten von einem Teilstücke eines zusammengesetzten Embryo in das andere stattfinden, weil es fast ausgeschlossen ist, zwei ganz genau gleich alte Embryonen zu einem Versuch zu bekommen. Immerhin ist nicht daraus zu schliessen, dass die Wachstumsfähigkeit ganz unabhängig von der Ausbildung der die Bahn bildenden Gewebe sei. Der folgende Versuch zeigt im Gegenteil, dass die Altersverschiedenheit nicht allzugross sein darf.

Von einem Palustris-Embryo im frühen Transplantationsstadium wird die Anlage der Seitenorgane herausgeschnitten (Textfig. 29). Nach Verlauf von zwei Tagen wird der Kopf und



Fig. 33.

Experiment M'6. Vierundeinhalb Stunden, nach der Zusammensetzung. (Siehe Experiment M'3.) × 9,5.

der Vorderteil des Körpers quer abgeschnitten und dann durch den Kopfteil eines jungen Sylvatica-Embryo ersetzt. Es entsteht

durch dieses Verfahren ein gewissermassen normal gestaltetes Individuum (Textfig. 33), von dem der Hinterkörper und Schwanz aber ca. zwei Tage älter ist, als das die Seitenorgananlage enthaltende Kopfstück. Am nächsten oder am übernächsten Tage, je nach der Temperatur, erreicht die auswachsende Sinnesorgananlage die Grenze zwischen den beiden Bestandteilen, d. h. sie kommt in Berührung mit Gewebsteilen, die achtundvierzig Stunden weiter in ihrer Differenzierung sind. Wie verhält sich nun die auswachsende Anlage?

Der Versuch wurde zehnmal gemacht, aber nur fünfmal mit brauchbaren Ergebnissen. In keinem einzigen von diesen ist die Anlage weiter in ihrer üblichen Bahn gewachsen. In vier Fällen, bei einem jedoch nur auf einer Körperseite, hörte das Wachstum an der Verwachsungsgrenze auf. An dieser Stelle fand sich nämlich nach Verlauf von drei bis vier Tagen ein kleiner Haufen Sinnesorgane, genau wie in vielen schon oben beschriebenen Versuchen, wo das weitere Wachstum der Anlage verhindert wurde. Auf der rechten Seite von einem Exemplar und auf beiden Seiten eines zweiten zeigte sich ein interessantes, abweichendes Verhalten.

Experiment M'3. — In diesem Versuch heilten die beiden Teilstücke sehr genau zusammen. Die weitere Entwicklung verlief normal, aber die Altersverschiedenheit der beiden Teilstücke zeigte sich die ganze Zeit und es fand keine Verschiebung der Epidermis statt, wie in den vielen Fällen, wo beide Teilstücke gleich alt sind. Nach zwei Tagen kam die dunkle Sylvatica-Seitenanlage der rechten Seite zum Vorschein. Sie erstreckte sich nämlich als dunkler Strich von der Hautgrenze bogenförmig durch den dorsalen Flossensaum bis zu einem hinter dem After gelegenen Punkt, wo sie in einer kolbenförmigen Anschwellung endigte. Die Pigmentierung war sehr stark, die Linie äusserst klar zu sehen. Einen Tag später erstreckt sich die Seitenlinie noch weiter kaudalwärts (Textfig. 34) und die einzelnen Sinnesorgane sind deutlich zu erkennen. Es ist jetzt zu sehen, dass die Seitenlinie kurz vor der Verwachsungsgrenze plötzlich dorsalwärts biegt, bis sie den Flossensaum erreicht. Die Untersuchung von Frontalschnitten durch diesen Embryo, der zu dieser Zeit eingelegt wurde, bestätigt diese Befunde. Die Sinnesorgane sehen normal aus; der Seitennerv ist gut ent-

wickelt und sein Verlauf entspricht genau dem der Sinnesorgankette. Die Schnitte zeigen auch, dass der dorsale Zweig der Seitenlinie (Textfig. 34, dsl) entwickelt ist, dass sie aber kurz vor der Stelle, wo die Hauptreihe in die Rückenflosse hineinbiegt, endigt.

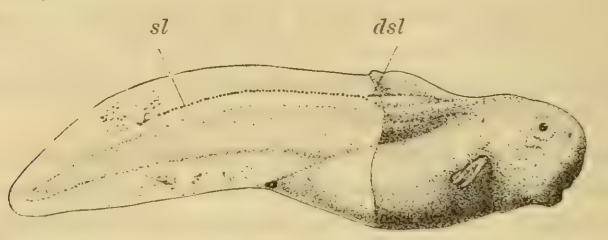


Fig. 34.

Experiment M'3. Drei Tage nach der Zusammensetzung (Vergl. Fig. 33).
sl. = Hauptseitenlinie in der normalen Lage der dorsalen Seitenlinie
dsl. = dorsale Seitenlinie (nach den Schnitten eingetragen).

Experiment M'7. — Die Entwicklung von diesem Exemplar war nicht so glatt, wie im vorigen Fall. Die Larve wurde nach und nach wassersüchtig und schien sehr schwächlich zu sein. Nach Verlauf von drei Tagen zeigte sich die Seitenlinie trotzdem im Palustris-Hinterstück. An beiden Seiten ist sie, wie im vorigen Fall, dorsalwärts abgelenkt und wendet sich im Flossensaum weiter distalwärts; jedoch ist sie an einer Seite nur eine kurze Strecke gewachsen und an der anderen nur bis zur Ebene des Afters. Einen Tag später war sie nicht weiter gewachsen, was sich wohl durch das allgemein schwache Befinden des Organismus erklären lässt.

Wenn man die Ergebnisse der Versuche zusammenfasst, so ist es ersichtlich, dass die Seitenlinie in sieben Fällen an der Grenze des höher differenzierten Bestandteils angehalten wurde und dass sie in den drei übrigen dorsalwärts gelenkt worden ist, wobei sie die Rückenflosse erreicht, um da weiter zu wachsen. Die Ablenkung der Anlage dorsalwärts ist offenbar als Folge einer günstigen Narbenbildung anzusehen. Das Interessanteste an der Sachlage ist aber, dass die von der Hauptseitenlinie eingeschlagene Bahn diejenige ist, die bei normalen Embryonen von der später sich entwickelnden dorsalen Seitenlinie eingenommen wird. Wenn nun die Altersverschiedenheit der beiden Teilstücke in Betracht gezogen wird, so ergibt

sich, dass zu dem Zeitpunkt, wo die Anlage der Hauptseitenlinie die dorsale Bahn erreichte, letztere sich in demselben Differenzierungszustand befand, als zur Zeit des Auswachsens der dorsalen Anlage bei normalen Embryonen, während die Differenzierung der Hauptbahn weit über die normale vorgeschritten ist. Es ist auch nicht ohne Belang, dass in dem einen Fall, wo die Larve kräftig entwickelt war und die Seitenlinie sich weit in den hinteren Bestandteil erstreckte (Experiment M'3), das Auswachsen der Anlage doch an der Stelle aufhört, wo normalerweise die dorsale Seitenlinie endigt.

Eine zweite Reihe Versuche wurde angestellt, um zu ermitteln, ob die Wachstumsbahn der Seitenlinie schon zu einer Entwicklungsperiode besteht, die der Zeit des normalen Auswachsens beträchtlich vorausgeht. Zu diesem Zweck wurde das Kopfstück eines älteren Sylvatica-Embryo mit dem Hinterkörper eines Palustris-Embryo, der noch nicht das Transplantationsstadium (Textfig. 2) erreicht hatte, zusammengesetzt. Der Altersunterschied der zwei Bestandteile beträgt in diesen Fällen ca. zwei Tage. Die Versuche verliefen recht ungünstig; es waren nur zwei, die brauchbare Resultate lieferten.

E x p e r i m e n t M''4. — In diesem Fall war die Seitenlinie erst zwei Tage nach der Operation im Palustris-Komponenten zu erkennen, und dann nur an einer Seite. Am nächsten Tag waren die einzelnen Sinnesorgane deutlich gesondert. Die Seitenlinie erstreckte sich aber nicht durch die Hälfte des Schwanzes und erreichte nicht die dorsale Myotomkante. In den drei nächsten Tage, während die Larve noch unter Beobachtung war, ist die Seitenlinie nicht weiter gewachsen. An der anderen Seite ist sie überhaupt nicht über die Verwachsungsnarbe, die übrigens ganz beträchtlich war, hinausgekommen.

E x p e r i m e n t M''1. — Die Seitenlinie zeigte sich in diesem Fall an der einen Seite schon am Tage nach der Zusammensetzung. Einen Tag später hatte sie die Ebene des Afters erreicht. Am nächsten Tage erstreckte sie sich knapp halbwegs bis zur Schwanzspitze und zeigte die normale Biegung nach der dorsalen Myotomkante zu. Die einzelnen Sinnesorgane waren differenziert, waren aber an der Verwachsungsgrenze etwas unregelmässig angeordnet. An der linken Körperseite hörte die Seitenlinie eben kaudalwärts

von der Myotomnarbe, in der die Palustris-Myotome bedeckenden Sylvatica-Epidermis auf.

Der Verlauf dieser Versuche deutet entschieden darauf hin, dass die Anlage der Seitenlinie in einem weniger als normal differenzierten Gewebe auf ungewöhnlichen Widerstand trifft, der sich in einer Verzögerung und schliesslich in der Verhinderung des Auswachsens äussert. Die Wachstumsbahn scheint aber in den früheren Stadien einigermassen vorgebildet zu sein.

Diese letzten Versuche sind aber kaum einwandsfrei und sollten in grösserem Massstabe wiederholt werden, ehe man bestimmte Schlüsse zieht. Ich führe sie jetzt an, weil sie in Zusammenhang mit der ersteren Reihe Versuche zu zeigen scheinen, dass die normalen Wachstumsbahnen nur während einer gewissen Entwicklungsperiode für die Anlage durchgängig sind. Dies ist ja auch nicht zu verwundern, denn die Beschaffenheit der Epidermis und der Myotome, die die nächste Umgebung der sich entwickelnden Seitenlinie bilden, ändert sich in hohem Grade während der drei Tage der Entwicklung, um welche es sich bei den betreffenden Versuchen handelt.

6. Über die eigene Wachstumsenergie der Anlage der Seitenlinie.

Bei der Besprechung der vorhergehenden Versuche ist die Wachstumsbahn und die sonstige Umgebung der Seitenlinie wohl in den Vordergrund getreten, sodass man vielleicht den Eindruck bekommen hat, dass der Anlage der Seitenlinie selber bloss eine passive Rolle in der Entwicklung zukäme. Dies wäre indessen ganz irrtümlich. In diesem Abschnitt sollen deshalb einige Erscheinungen besprochen werden, die unzweideutig zeigen, dass die Anlage der Seitenlinie bei der Entwicklung sehr aktiv ist.

Wir haben schon gesehen, dass die Seitenlinie bei der normalen Entwicklung sich gleichmässig in einer Richtung ausdehnt, und sich dann schliesslich in eine einfache Reihe Sinnesorgane umbildet. Wie verhält sie sich nun, wenn ihr Hindernisse in den Weg gestellt werden? Die am häufigsten vorkommenden Hindernisse sind die Narbenbildungen, die an der Verwachsungsgrenze bei zusammengesetzten Embryonen auftreten. Manchmal werden solche Hindernisse jedenfalls überwunden, aber manchmal verursachen sie das Stehenbleiben der sich entwickelnden Anlage.

Wenn dieses letztere vorkommt, bleibt die Anlage nicht einfach stehen und bildet sich in eine einfache Reihe Sinnesknospen um, sondern sie häuft sich ganz beträchtlich gegen das Hindernis (Fig. 24) und bildet dort einen Haufen Sinnesorgane in unregelmässiger Anordnung (Textfig. 17 u. 21), wie oben schon oftmals zur Erwähnung gekommen ist[1]. Eine andere Art Hindernis tritt bei gewissen Versuchen mit cranio-kaudaler Umkehrung auf, und zwar in Fällen, wo das beabsichtigte Zerstören der Anlage der Seitenlinie bei dem einen Komponenten nicht gelungen ist, sodass zwei sich entgegenwachsende Anlagen bei dem zusammengesetzten Tier vorhanden sind[2]. Wenn nun die zwei Anlagen im Laufe ihres Auswachsens zusammentreffen, so wandern sie nicht aneinander vorbei, sondern sie bilden einen dicken Haufen Sinnesorgane, meistens atypisch entwickelt. Dieser Vorgang zeigte sich besonders günstig bei einem Versuch der zu einem anderen Zweck angestellt wurde, der aber an dieser Stelle kurz beschrieben werden soll.

Experiment FK_5. — Dieses Experiment hat insofern Ähnlichkeit mit den K-Experimenten, als zwei Embryonen mittelst ihres Schwanzstummels zusammengesetzt werden (Textfig. 29). Es unterscheidet sich aber von diesem erstens darin, dass bei beiden Bestandteilen die Vagusgegend intakt gelassen wird, und zweitens, dass der eine Bestandteil selber ein zusammengesetztes

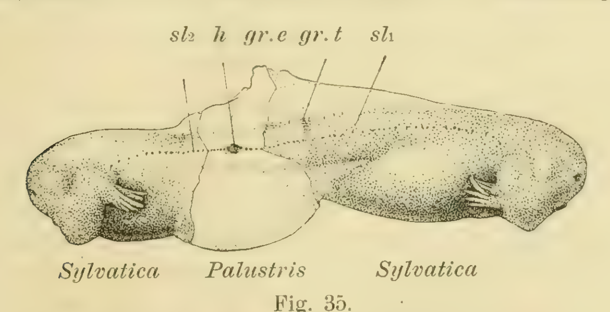


Fig. 35.

Experiment FK_5. Vier Tage nach der Zusammensetzung. sl_1 = Seitenlinie des Sylvatica-Komponenten; sl_2 = Seitenlinie des zusammengesetzten Komponenten; h = Haufen der durch den Zusammenstoss der beiden Seitenlinien zustande gekommen ist; gr. e = Grenze zwischen der Epidermis der zwei Komponenten; gr. t = Verwachsungsgrenze in der Muskulatur. × 9,5.

---

[1]) Vergl. Exp. Inv. A_{12}, p. 94, Exp. V_{10}, p. 99, Exp. I_{18}, p. 109 usw.
[2]) Vergl. Exp. K_{10}, p. 114.

Individuum mit Sylvatica-Kopfhälfte und Palustris-Schwanzhälfte ist[1]) (Fig. 1 u. Textfig. 35). Wir haben also hier ein doppeltes Tier mit zwei Seitenorgananlagen, die bestimmt sind, einander entgegen zu wachsen. Die Ausdehnung der Anlage bei dem einfachen Komponenten erfolgte etwas schneller als bei dem anderen, sodass die erste über die Verwachsungsgrenze am Schwanzstummel in das helle Palustris-Hinterstück des zusammengesetzten Komponenten gewachsen war, ehe sie die Anlage vom letzteren traf. Wie drei Tage nach der Zusammensetzung zu konstatieren war, stiessen die beiden Anlagen mitten im Palustris-Stück zusammen (Textfig. 35). Hier häuften sie sich gegenseitig an und bildeten eine ovale dunkle Masse, die durch die helle Palustris-Haut deutlich durchschien. Diese Masse bildete sich in zum Teil atypisch differenzierte Sinnesorgane um.

E. Allgemeine Besprechung der Versuche.

Aus dem Studium der Entwicklung von normalen Embryonen, und noch klarer aus dem Verlauf des Grundversuchs (Exp. F_{42}, p. 66) geht es hervor, dass die Anlage der Seitenlinie im Kopf entsteht und erst später die entfernten Gegenden des Rumpfes und Schwanzes durch Wanderung erreicht; nachher bildet sich die Anlage in eine einfache Reihe Sinnesorgane um, wobei die einzelnen vorher undifferenzierten Zellen die spezifischen Eigenschaften von Sinneszellen oder Umhüllungszellen annehmen. Die Strecke, die die Anlage durchwandert und die später von den definitiven Sinnesorganen eingenommen wird, hat bei dem normalen Embryo konstante Beziehungen mit den übrigen Körperteilen; sie ist die „normale Wachstumsbahn" zu bezeichnen. Wodurch wird diese Bahn bestimmt, und woher erhält die Anlage die Bewegungsfähigkeit und späterhin die Differenzierungsfähigkeit? Diese sind die drei Fragen, worüber die Versuche Aufschluss zu geben haben, und die der Reihe nach berücksichtigt werden sollen.

1. Die Wachstumsbahn.

Bei der Betrachtung der Wachstumsbahn ist zunächst zu fragen, ob überhaupt die Berechtigung vorliegt, von einer Bahn zu reden, d. h. ob es ein Gebilde gibt, das wie ein Geleise

[1]) Vergl. Exp. F_{42}, p. 66.

den Weg der Anlage bestimmt; denn es ist denkbar, dass die Richtung des Auswachsens, die kleinen Biegungen eingeschlossen, ganz und gar durch die Anlage selber bedingt wäre. Der geeignetste Weg, um dies zu prüfen, ist durch das künstliche Hervorrufen von ungewöhnlichen Biegungen oder Knickungen in der Körperachse. Dies wurde auf einfachste Weise durch das Herausschneiden eines keilförmigen Stückes aus dem Embryonalkörper mit nachträglicher Zuheilung der Wunden ausgeführt (Exp. W, p. 83); eine zweite Methode bestand in der Einheilung einer überzähligen Schwanzknospe in den Rücken eines Embryo (Exp. B, p. 84); eine dritte im Einsetzen eines Embryo mittels des Schwanzstummels in den Rücken eines anderen Individuums (Exp. V, p. 86). Durch diese Eingriffe werden die zwei getrennten Teile der normalen Bahn, die den zwei Bestandteilen der Zusammensetzung angehören, unter Winkelstellung in Verbindung gebracht, sodass die Bahn geknickt aber doch kontinuierlich wird. Es hat sich aus allen drei Versuchsreihen ergeben, dass die Anlage ihrer normal gewohnten Bahn folgt, selbst wenn diese von aussen her bis zu einem Winkel von über 90^0 geknickt ist. Der mögliche Einwand, dass es nicht die unmittelbare Umgebung, sondern der Einfluss des Gesamtorganismus sei, der in diesen Fällen richtend auf das Auswachsen wirke, wird durch die Verschiedenartigkeit der drei Versuche eliminiert; denn im ersten Experiment (W) ist das Objekt ein einfaches Individuum mit bloss gekrümmter Körperachse, im zweiten (B) wächst die Anlage auf einen überzähligen Schwanz beim Vorhandensein des natürlichen, und im dritten (V) wächst die Anlage aus einem Embryo in einen anderen hinein. Das weitere Wachsen der Anlage ist allerdings in manchen Fällen durch Narbenbildungen an der Verwachsungsgrenze verhindert worden. Das gleiche ist auch in einer Reihe Versuche geschehen, wo ein Embryo in einen anderen so eingesetzt wurde, dass die normalen Bahnen der zwei Komponenten nicht kontinuierlich waren, und die Anlage der Seitenlinie die Bahn des anderen Embryo nicht erreichen konnte, ohne durch ungewohntes Gebiet zu wachsen. Abgesehen von ganz kurzen Strecken ist die Anlage in keinem von diesen Fällen einfach weiter in die ursprüngliche Richtung gewachsen, ohne auf die Änderung in der Bahnrichtung oder die Unterbrechung der Bahn zu achten. Die Alternative zum Beibehalten der gewohnten aber durch äussere

Eingriffe veränderten Bahn ist also, mit einigen gleich zu besprechenden Ausnahmen, das Stehenbleiben der Anlage in der Nähe der Stelle des Eingriffs. Es geht daraus hervor, dass die Bahn durch die unmittelbar darum liegenden Gewebsteile bestimmt wird.

Durch andere Versuche ist es immerhin gelungen, eine Körperstelle zu finden, wo sich bei normalen Froschlarven Seitenorgane nie finden, wo aber die Anlage auswachsen kann, wenn sie durch kleine Unebenheiten aus der normalen Bahn dahin gelenkt wird. Diese Strecke liegt an der ventralen Myotomkante des Schwanzes (Exp. Inv. A_3, p. 95 und Exp. T_7, p. 101) und es ist von Wichtigkeit, dass hier die topographischen Beziehungen der Teile denen des distalen Abschnitts der normalen Bahn ganz ähnlich sind. Ein weiteres aber vereinzeltes Beispiel vom Auswachsen in atypischer Lage gab es bei einem Versuch mit umgekehrtem Mittelstück (Exp. I_{18}, p. 123). Hier wurde die Anlage der dorsalen Seitenlinie durch eine Narbenbildung an der Verwachsungsgrenze bis zur anderen Körperseite abgelenkt, wobei aber eine atypische Differenzierung der Sinnesorgane stattfand. Bei einem anderen Experiment ist es vorgekommen, dass die Anlage der Hauptseitenlinie, die zufällig in der Nähe der Verwachsungsgrenze dorsalwärts gelenkt wurde, in die Bahn der dorsalen Seitenlinie des Schwanzstückes ausgewachsen ist (Exp. M'_3, p. 128 u. 129).

Dass die Bahnen nur während einer gewissen Entwicklungsperiode für die auswachsende Anlage durchgängig sind, oder in anderen Worten, dass die Bahnen auch zeitlich bestimmt sind, geht aus den Versuchen hervor, wo zwei Teilstücke, ganz verschiedenen Alters zusammengesetzt wurden. Im ersten von diesen Experimenten wurde ein Kopfstück mit einem etwa zwei Tage älteren Schwanzstück zusammengeheilt. In keinem einzigen derartigen Fall ist die Anlage der Hauptseitenlinie in ihre normale Bahn über die Verwachsungsgrenze vorgedrungen, sondern sie ist meist dort stehen geblieben. Bei zwei Exemplaren jedoch ist die Anlage, wie oben erwähnt, um eine kurze Strecke dorsalwärts gelenkt worden, wodurch sie die dorsale, im Flossensaum gelegene Bahn erreichte, und dort weiter gewachsen ist, in einem Fall (Exp. M'_3, p. 128) bis zum Ende des normalen Verlaufs der dorsalen Linie. Das Auswachsen in die fremde Bahn wird offen-

bar durch den Umstand ermöglicht, dass die dorsale Seitenlinie bei normalen Embryonen beträchtlich später auswächst als die Hauptseitenlinie; letztere findet demgemäss die dorsale Bahn in dem Stadium vor, in welchem diese Bahn sich befindet, wenn die dorsale Anlage sie beim normalen Embryo durchwächst. Im umgekehrten Experiment, wo ein älteres Kopfstück mit einem bedeutend jüngeren Schwanzstück zusammengesetzt wurde, ist das Auswachsen in die normale Bahn zwar in zwei Fällen (Exp. M″1 und M″4, p. 129) zustande gekommen, jedoch unter beträchtlicher Verzögerung, wobei die Anlage nicht das Ende der Bahn erreichte. Diese Versuche sind nicht zahlreich oder variiert genug, um die Dauer des Bestehens der Bahnen genau abzugrenzen; sie zeigen immerhin, dass solche Grenzen doch zu ziehen sind. Wenn man berücksichtigt, dass während der Entwicklungsperiode, in die die betreffenden Versuche hineinfallen, eine beträchtliche Umwandlung in der morphologischen Beschaffenheit der Bahn stattfindet, so ergibt sich, dass die zeitliche Abgrenzung eben durch den Grad der Differenzierung der Bahnen bedingt wird.

Bei der Beantwortung der Frage, wie die Bahn durch die umliegenden Teile bestimmt wird, sind verschiedene Erscheinungen zu berücksichtigen, wovon die bei den Umkehrungsversuchen auftretenden von besonderer Wichtigkeit sind.

Durch das Anheilen einer Schwanzknospe in invertierter Lage (dorso-ventrale Umkehrung) am Schwanzstummel eines Embryo wurde der distale Teil der Wachstumsbahn insofern geändert, dass die Biegungen, die in der normalen Bahn vorkommen (p. 93), im Verhältnis zum Kopf und Körper des Embryo umgekehrt sind, während die Anlage der Seitenlinie, die vom Kopfe herstammt, ihre normale Orientierung behält. In einem derartigen Versuch (Exp. Inv. A8, p. 97) ist die auswachsende Anlage, die durch die Verwachsungsnarbe ventralwärts gelenkt wurde und dabei die normale Bahn des angeheilten Schwanzes erreichte, in diese Bahn ausgewachsen, die invertierten Biegungen derselben genau verfolgend (Textfig. 20).

Die Experimente über die kranio-kaudale Umkehrung der Wachstumsbahn zeigen, dass die Anlage der Seitenlinie auch die Fähigkeit besitzt, die normale Bahn in umgekehrter Richtung zu durchwachsen. Im einfachsten Fall (Exp. I, p. 107) wurde ein umgekehrtes Mittelstück in den Körper eines Embryo eingesetzt

und das Auswachsen der Anlage wurde dadurch nicht verhindert. Durch das Einpflanzen eines umgekehrten Hinterkopfstückes, einschliesslich der Anlage der Seitenlinie, in den Schwanz eines anderen Individuums wurde es erzielt, dass die Seitenlinie aus dem eingepflanzten Stück bis zum Kopf des anderen Bestandteils hin wuchs (Exp. X_5, p. 110). Ähnliches ergab sich bei den Versuchen, wo zwei Embryonen, wovon dem einen die Anlage der Seitenlinie entfernt war, mittelst ihrer Schwanzstummel zusammengeheilt wurden (Exp. K, p. 112). Die normale Wachstumsbahn lässt somit die Anlage in beiden Richtungen durch.

Die verschiedenen Ablenkungen aus der normalen Bahn, die die wachsende Anlage bei gewissen Versuchen erfährt, werfen auch Licht auf die Frage, wie die unmittelbare Umgebung die Bahn vorbildet. In erster Linie kommen die Erscheinungen in Betracht, die bei den Versuchen mit invertierten Schwänzen auftreten. Hier wurde es gefunden, dass die Anlage der Seitenlinie an der Verwachsungsnarbe entweder dorsalwärts (Exp. Inv. A_3, p. 95) oder, seltener, ventralwärts (Exp. Inv. A_8, p. 97) abgelenkt wird, und zwar nicht an der Stelle, wo die invertierte Epidermis anfängt, sondern proximal davon, in der Gegend der Narbe in den Myotomen (p. 104), wo durch die Unregelmässigkeiten in den Myotomen kleine Unebenheiten in der Epidermis hervorgerufen werden. In einem anderartigen Fall (Exp. I_{18}, p. 123) ist die Anlage durch eine Hautnarbenbildung zur entgegengesetzten Körperseite gelenkt worden, während in einem Versuch die Anlage der Hauptseitenlinie zur Bahn der dorsalen Linie geleitet worden ist (Exp. $M,_3$, p. 128).

Wenn man nun alle die soeben angeführten Tatsachen berücksichtigt, so lässt sich daraus folgern, dass das Vorgebildetsein der Wachstumsbahn durch ihre physische Beschaffenheit und topographischen Beziehungen bedingt ist. Die einzige Tatsache, die gegen diese Auffassung sprechen könnte, ist, dass die verschiedenen natürlichen Bahnen am Kopfe und am Rumpfe eben in Bezug auf ihre Topographie von einander abweichen. Dieses bietet aber keine wesentliche Schwierigkeit, und andererseits gibt es eine ganze Reihe Erscheinungen, die sich nur durch diese Auffassung in ungezwungener Weise erklären lassen. Diese sind: dass künstliche Knickungen in der Körperachse eine entsprechende Änderung der Wachstumsrichtung der Seitenlinie

verursachen; dass die einzige atypisch gelegene Strecke, wo die Anlage auswächst und sich normal differenziert, nämlich die ventrale Kante der Schwanzmyotomen, der normalen Bahn der Hauptseitenlinie in Bezug auf Topographie vollständig gleicht; dass die Hauptseitenlinie, wenn dahin gelenkt, den Weg der dorsalen Linie einschlagen kann; dass eine invertierte Bahn das Auswachsen der Anlage normal leitet; dass die Bahn in beiden Richtungen durchgängig ist; und schliesslich, dass sichtbare Unregelmässigkeiten an der Wachstumsbahn die Anlage ablenken können oder sie in ihrem Wachstum ganz verhindern. Einige von diesen Vorkommnissen liessen sich auch etwa durch die Annahme des Vorhandenseins einer spezifischen Substanz in der Bahn erklären, die der Anlage das Durchwachsen erleichtern könnte. Diese Annahme ist jedoch nicht imstande, die Ablenkungen zu erklären und wohl auch nicht das Auswachsen in eine atypische Bahn. Die Versuche führen somit zum Schluss, dass die Wachstumsbahnen eine Art Geleise bilden, welches zum Leiten der Anlage bei ihrem Auswachsen dient.

2. Die Bewegungserscheinung.

Dass eine gewisse Bewegungsenergie der Anlage selber innewohnt, ist nicht zu bezweifeln. Dies ergibt sich aus den Erscheinungen, die auftreten, wenn die wachsende Anlage gegen rein mechanische Hindernisse stösst. Wenn sich bei zusammengesetzten Embryonen Hautfalten oder sonstige Unregelmässigkeiten an der Verwachsungsgrenze bilden und die Anlage dort in ihrem Auswachsen verhindert wird, so bleibt sie nicht einfach stehen, sondern die Zellen der Anlage schieben sich übereinander und bilden eine beträchtliche Anhäufung (Exp. I_{18} u. s. w.). Auch wenn bei Doppelbildungen (Exp. K_{10}, p. 113 und Exp. FK_5, p. 131) zwei sich entgegenwachsende Anlagen zusammentreffen (Textfig. 35), bildet sich ebenfalls eine grosse Anhäufung von Zellen, die sich dann in meistenteils atypisch differenzierte Sinnesorgane umbildet.

In Anbetracht der heutigen Bestrebung, ontogenetische Bewegungserscheinungen durch Reizwirkungen zu erklären[1], wäre es nun nicht fernliegend, das Auswachsen der Seitenlinie

---

[1]) Vergl. Roux (1893), Herbst (1894) und Driesch (1896).

als das Reagieren auf einen Reiz aus der Umgebung aufzufassen. Durch eine Reihe Versuche wird jedoch die Hinfälligkeit dieser Vermutung erwiesen.

In erster Linie dächte man ans Nervensystem, besonders an das Vagusganglion, als die reizgebende Quelle, die die betreffende Bewegung im Gange hält. Das Entfernen des Ganglions, sogar des ganzen Kopfes von einem jungen Embryo verhindert indessen das Auswachsen der Anlage nicht (p. 72). Wegen der innigen topographischen Beziehungen der Anlage der Seitenlinie zum Vagusganglion in den frühen Entwicklungsstadien ist es allerdings nicht gelungen, das Ganglion zu entfernen, ehe die ersten Vagusfasern sich mit der Sinnesplatte verbinden. Aus der Ermittelung, dass es nicht das Nervensystem ist, das die Anlage zur Fortführung seines Wachstums reizt, wäre es nun nicht zulässig, ohne weiteres zu schliessen, dass das Nervensystem das Auswachsen nicht ursprünglich auslöst. Letzteres wird jedoch weniger wahrscheinlich angesichts des experimentellen Nachweises[1], dass bei der Einleitung der Entwicklungsvorgänge im Muskelsystem, die ungefähr gleichzeitig mit dem Anfang des Auswachsens der Seitenlinie stattfindet, eine solche Auslösung nicht nötig ist.

Die verschiedenen Umkehrungsversuche zeigen, dass die Bewegung der Anlage ebenfalls nicht von der Wirkung von Reizen abhängt, die irgendwie durch die Orientierungsweise der umgebenden Gewebsteile bedingt sind. Als Quellen von derartigen taktischen Reizen wären nicht bloss die polaren Anziehungs- bezw. Abstossungskräfte der Gewebsteile zu nennen, wenn solche überhaupt existieren, sondern auch gewisse chemische und mechanische Zustände, die im Laufe der normalen Entwicklung auftreten. Bekannte Faktoren letzter Art sind die schwanzwärts gerichtete Verschiebung der Epidermis und das Vorschreiten der Differenzierungsvorgänge in dieselbe Richtung, wodurch es bedingt wird, dass die Seitenlinie beim normalen Embryo immer von einem höher in ein niedriger differenziertes Gewebe hineinwächst. Ein taktischer Reiz muss jedoch nach einer bestimmten Richtung wirken, was aber hier nicht der Fall ist.

---

[1]) Harrison (1903).

denn die Anlage der Seitenlinie bewegt sich nach dem Kopfe zu (Exp. X, p. 109 und Exp. K, p. 112), wenn sie, kopfwärts gerichtet, in den Schwanz implantiert wird; es ist nicht anzunehmen, dass die blosse Umkehrung der Umgebung eine positive „Taxis" in eine negative umwandle.

Allerdings scheinen die genannten Faktoren einen gewissen hemmenden Einfluss auf die Wachstumserscheinung auszuüben (p. 122). Dies erklärt sich jedoch ohne Hilfe von Reizwirkungen. Einige Versuche deuten nämlich mit Bestimmtheit darauf hin, dass die Bewegungsfähigkeit der Anlage doch von dem absoluten Differenzierungszustand der Bahn abhängig ist. Die Tatsachen, dass die Anlage bei dem Auswachsen in eine umgekehrte Bahn allmählich in eine Gegend gelangt, wo die Umgebung viel weiter als normal differenziert ist, und dass sie sich dabei gegen die Strömungsrichtung der sich verschiebenden Epidermis bewegt, genügen also, um die Verzögerung der Entwicklung in solchen Fällen zu erklären.

Die schon besprochenen Versuche eliminieren somit in den entsprechenden Fällen die Wirkung der Gesamtorganisation des Embryonalkörpers, des Nervensystems, der Polarität der umliegenden Gewebsteile, sowie anderer möglichen Quellen von taktischen Reizen als treibende Einflüsse bei der normalen Bewegung der Anlage der Seitenlinie. Ein weiteres Experiment (KQ, p. 117), wo die Anlage aus einem umgekehrten Mittelstück nach dem Kopfe zu wächst, ohne dass der Seitennerv intakt ist, schliesst sämtliche genannten Einflüsse simultan aus. Dieser Versuch in Verbindung mit demjenigen, wo die Anlage in einer ganz fremden Bahn auswächst (Exp. Inv. A_3, p. 95), beweist die vollständige kausale Unabhängigkeit der Bewegungserscheinung von der Umgebung. Die Ursache dafür ist demgemäss in der Anlage selber zu suchen.

Wenn nun die Experimente eine verneinende Antwort zur Frage von Reizwirkungen beim Auswachsen der Seitenlinie geben, so liegt es mir doch fern, die Existenz von richtenden Reizen überhaupt aus diesem Grund in Abrede stellen zu wollen. Es verdient jedoch hervorgehoben zu werden, dass mit wenigen Ausnahmen die experimentelle Begründung für die Zurückführung der so häufig in der tierischen Ontogenese auftretenden Bewegungserscheinungen auf die taktische bezw. trophische Reizbar-

keit der betreffenden Teile noch fehlt. Als solche Ausnahmen gelten nach Loeb (93) die Wanderung der Chromatophoren des Dottersacks auf die Blutgefässe zu bei Fundulus-Embryonen[1]) und nach Driesch (96) die Bewegungen der Mesenchymzellen bei Echinodermlarven[2]). In seiner anregenden Arbeit über die Bedeutung der Reizphysiologie für die Ontogenese hat Herbst (94) eine Reihe ontogenetischer Vorgänge in Betracht gezogen, die er als möglicherweise durch Richtungsreize verursacht ansieht. Der Beweis, dass das Auswachsen der Seitenlinie, das eines der auffallendsten Beispiele einer ontogenetischen Wanderung darstellt, doch ohne Hilfe von Richtungsreizen geschieht; zeigt aber, wie vorsichtig man sein muss bei der Deutung solcher Bewegungsvorgänge als Reizwirkungen.

3. Die Differenzierungserscheinungen.

Auch auf die Differenzierungsvorgänge in der Anlage der Seitenlinie sind die umgebenden Gewebsteile von wenig Einfluss. So ist eine formbildende Wirkung seitens des Nervensystems durch die oben angeführten Versuche ausgeschlossen. Die einzelnen Sinnesorgane bilden sich normal aus, auch wenn das Vagusganglion oder gar der ganze Kopf vom Organismus frühzeitig entfernt wird. Dies trifft für sämtliche Einzelheiten der Differenzierung zu, nämlich die Anordnung der Zellen in den einzelnen Sinnesknospen, die Sonderung der Sinneszellen und Umhüllungszellen, die Anordnung des Pigments und die Bildung der kegelförmigen Fortsätze der Sinneszellen und der Sinneshaare. Die Bedeutung dieser Ermittelung ist schon oben (p. 79) unter Berücksichtigung der früheren Angaben ausführlich

[1]) Durch den Zusatz von Kalisalzen zum Seewasser wird nach Loeb der Kreislauf des Blutes bei Fundulus-Embryonen gehemmt, obgleich die Blutgefässe sich normal entwickeln. In solchen Fällen bleibt jedoch das Wandern der Pigmentzellen zu den Gefässwänden aus, was durch den Mangel eines vom strömenden Blut ausgehenden Reizes zu erklären ist.

[2]) Driesch hat durch Schütteln die Mesenchymzellen bei Echinus-Embryonen zerstreut und beobachtet, dass sie wieder zu ihrer ursprünglichen Lage zurückwandern, was nur durch die Wirkung von Reizen, die von gewissen Stellen im Ektoderm ausgehen, zu erklären ist. Die typische Anordnung der Mesenchymzellen bei der normalen Ontogenese ist nach Driesch ebenfalls dadurch zu erklären.

behandelt worden. Es sei hier nur darauf hingewiesen, dass die Einflüsse, die auf die ontogenetischen Vorgänge im Nervensystem wirken, andere sein müssen als die, die für die Erhaltung der Funktionsfähigkeit notwendig sind.[1])

Die anderen Experimente, die die Unabhängigkeit der Bewegungserscheinung von äusseren Einflüssen zeigen, beweisen auch, dass die Differenzierung der Organe ebenfalls von solchen Einflüssen unabhängig ist. So geht die Differenzierung normal vor sich in umgekehrt orientiertem Gewebe: die Sinnesorgane bilden sich auch in der atypisch gelegenen Bahn an der ventralen Myotomkante normal aus und das Gleiche gilt für die Anlage der Hauptseitenlinie, wenn sie die Bahn der dorsalen Linie einnimmt (Exp. M'_3, p. 128).

Andererseits ist es offenbar notwendig, dass die Anlage Platz haben muss, um sich auszudehnen, wenn die einzelnen Sinnesknospen sich normal differenzieren sollen: denn in den Fällen, wo das Wachstum der Anlage gehemmt wird und sie sich anormal anhäuft, differenzieren sich die Sinnesorgane meist ganz atypisch (Exp. I_{18}, p. 123 und Fig. 25 und 26).

4. Schluss.

Aus dem Verlauf der Versuche geht es also hervor, dass die Strecke, die die Anlage der Seitenlinie bei ihrer Entwicklung durchwandert, durch die unmittelbare Umgebung vorgebildet ist, dass aber die Anlage selber vermöge ihrer eigenen Energie auswächst und sich differenziert. Das Vorgebildetsein der Wachstumsbahn lässt sich indessen nicht ohne weiteres als eine spezifische Zweckmässigkeitseinrichtung auffassen, denn die Bahn kann unter Umständen, wie die Versuche zeigen, auf ganz andere als die normale Weise von der Anlage benutzt werden und es gibt mindestens eine mögliche Bahn, die normalerweise nicht durchwachsen wird. Die Bahn ist bloss als der Weg des geringsten Widerstands anzusehen, worin die Anlage wächst, weil es ihr dort am leichtesten ist. Wenn die Bahn somit durch Führung der auswachsenden Anlage auch zur Bestimmung der Anordnung des ausgewachsenen Seitenorgansystems beiträgt, so ist doch das Spezifische in der Entwicklung die Entfaltung der Anlage selber.

---

[1]) Vergl. Roux (1894). Gesamm. Abhand. Bd. II, p. 979.

was lediglich ihrem hochgradigen Selbstdifferenzierungsvermögen[1]) zuzuschreiben ist. Damit ist der Sitz der Ursache des Auswachsens und der späteren Differenzierung der Anlage für diejenige Entwicklungsperiode, womit die Versuche zu tun haben, festgestellt.[2]) Dies sagt allerdings nichts über die Wirkungsweise der inneren Ursachen der Differenzierung; denn die Selbstdifferenzierung ist bloss ein „topograpischer Begriff", aber, wie Roux hervorhebt, gerade in der Lokalisation der Ursachen von Entwicklungsvorgängen liegt eine Vorbedingung zum kausalen Aufschluss darüber.[3])

Mit der Bezeichnung der Entwicklung der Seitenlinie als Selbstdifferenzierung wird selbstverständlich nicht behauptet, dass die Anlage der Seitenorgane schon im Keim als gesondertes

---

[1]) Driesch (99, p. 834) verweist auf die Verwirrung, die durch die kritiklose Anwendung des Wortes „Selbstdifferenzierung" entsteht. Es sei daher an die ursprüngliche, von Roux (Gesamm. Abh., II., p. 15) gegebene Definition dieses Begriffs erinnert. „Somit bedeutet Selbstdifferenzierung eines „Systemes" von Teilen, dass entweder die Veränderung in ihrer Totalität, oder doch die „spezifische Natur" der vor sich gehenden Veränderung durch die Energien des Systemes selber bestimmt wird."

[2]) Hierin erblicke ich nicht bloss etwas Negatives, wie Driesch (Ergebnisse d. Anat. u. Entwick., Bd. 8, p. 836) überhaupt im Begriff der Selbstdifferenzierung, sondern eine positive Ermittelung, die durch das experimentelle Eliminieren von anderen Möglichkeiten erlangt worden ist. Sie sagt nicht nur, dass die betreffenden Entwicklungsvorgänge von diesem oder jenem nicht abhängen, sondern sie lokalisiert die Ursache der Erscheinungen in eine ganz bestimmte Stelle, nämlich in die Anlage selbst. Vergl. Roux, 1902a, p. 649 und 1902b, p. 661.

[3]) Roux (Gesamm. Abh., Bd. II, p. 14) schreibt hierüber: „. . . Dies ist die Frage: Ist die Entwicklung des ganzen befruchteten Eies resp. einzelner Teile desselben ‚Selbstdifferenzierung' dieser Gebilde resp. Teile oder das Produkt von ‚Wechselwirkungen mit ihrer Umgebung'? Eventuell, welches ist der Anteil jeder dieser beiden Differenzierungsarten in jeder Entwicklungsphase des ganzen Eies und seiner einzelnen Teile? In der Beantwortung dieser Frage liegt meiner Ansicht nach der Schlüssel zur kausalen Erkenntnis der embryonalen Entwicklung." p. 16, 17: „Jeder Forscher, der sich eingehend mit Entwicklungsmechanik befassen wird, wird finden, dass er bei der kausalen Beurteilung jedes sichtbaren Entwicklungsgeschehens immer wieder zunächst auf diese Frage stösst; und keine spezielle Untersuchung, welche wir auf diesem Gebiete vornehmen können, kann uns wirklichen kausalen Aufschluss geben, wenn sie nicht wenigstens bis zur Lösung dieser Frage in Bezug auf den untersuchten Vorgang fortgeführt worden ist."

System gebildet ist und dass sie sich aus dem Ei überhaupt ohne Anstoss von aussen her entwickelt.[1]) Die Behauptung gilt, wie schon hervorgehoben, bloss für die zum Experimentieren benutzten Entwicklungsstadien, wo bei den jüngsten die Schwanzknospe eben zum Vorschein kommt. Die Wechselwirkungen der Embryonalteile, die es bestimmen, dass gewisse Zellen zur Seitenlinie werden, müssen zu einer früheren Entwicklungsperiode, wahrscheinlich einer beträchtlich früheren, tätig sein. Über die Natur von diesen Faktoren liegen bis jetzt keine experimentellen Data vor. Doch darüber und vor allem über den Zeitpunkt, wann die Eigenschaften der Seitenlinie endgültig den Zellen aufgeprägt werden, werden wohl solche Versuche wie die von Spemann (1902) Aufschluss geben können.

Die definitive Verteilung der Potenzen an die verschiedenen Zellgruppen des Embryo fällt jedenfalls in eine frühere Entwicklungsperiode als die sichtbare Differenzierung der Teile. In der im Kopf gelegenen und sichtlich noch undifferenzierten Epidermis-Verdickung, die die Anlage der Seitenlinie bei den zu den Verwachsungsversuchen gebrauchten Embryonen darstellt, sind die Eigenschaften der Seitenlinie potentiell vorhanden. Die Vorgänge, die man bei der Verfolgung der Entwicklung zu beobachten bekommt, sind der Ausdruck der verwickelten aber verborgenen Struktur der einfach aussehenden Anlage. Die einzelnen aktiven Erscheinungen sind dann nicht mehr auf die Wechselbeziehungen mit der Umgebung zurückzuführen.

Verzeichnis der zitierten Abhandlungen.

Allis, Jr., E. P., 1889: The Anatomy and Development of the Lateral Line System in Amia Calva. Journal of Morphology. Vol. 2.

Apáthy, St., 1892: Kontractile und leitende Primitivfibrillen. Mitteil. Zool. Station Neapel, Bd. 10.

---

[1]) Wie Roux angibt (Gesamm. Abh., II, p. 14) kann es „Selbstdifferenzierung im Sinne der Änderung des Bewegungszustandes eines einzelnen Körpers ohne äussere Einwirkung zufolge des Galilei'schen Beharrungsgesetzes nicht geben.“ Vergl. auch in dieser Beziehung Roux (1896), p. 334.

Derselbe, 1896: Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitteil. Zool. Station Neapel, Bd. 12.

Arsheton, Richard, 1896: Notes on the Ciliation of the Ectoderm of the Amphibian Embryo. Quart. Journ. Micr. Science. Vol. 38.

Balfour, F. M., 1878: A Monograph of the Development of Elasmobranch Fishes. Mem. Edition, Vol. I. London 1885.

Beard, John, 1885: The System of Branchial Sense Organs and their Associated Ganglia in Ichthyopsida. Quart. Journ. Micr. Science, Vol. 26.

Born, G., 1897: Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Archiv f. Entwicklungsmechanik, Bd. 4.

Clapp, Cornelia M., 1898: The Lateral Line System of Batrachus Tau. Journal of Morphology, Vol. 15.

Corning, H. K., 1899: Über einige Entwicklungsvorgänge am Kopfe der Anuren. Morph. Jahrb., Bd. 27.

Dohrn, A., 1891: Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers, 17. Nervenfaser und Ganglienzelle. Histogenetische Untersuchungen. Mitteil. Zool. Station Neapel, Bd. 10.

Derselbe, 1901: Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers, 19. Vagus und Lateralis bei Selachier-Embryonen, 20. Die Schwann'schen Kerne, ihre Herkunft und Bedeutung. Erwiderung an A. von Kölliker. Mitteil. Zool. Station Neapel, Bd. 15.

Driesch, Hans, 1896: Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von Echinus microtuberculatus. Archiv f. Entwicklungsmechanik, Bd. 3.

Derselbe, 1899: Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere. Ergebniss. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 8, 1898.

Derselbe, 1900: Studien über das Regulationsvermögen der Organismen, 4. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. Archiv f. Entwicklungsmechanik, Bd. 10.

Godlewsky, Emil, 1902: Die Entwicklung des Skelett- und Herzmuskelgewebes der Säugetiere. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 60.

Goette, Alexander, 1875: Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

Harrison, R. G, 1898: The Growth and Regeneration of the Tail of the Frog Larva. Archiv f. Entwicklungsmechanik, Bd. 7.

Derselbe, 1901: Über die Histogenese des peripheren Nervensystems bei Salmo salar. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 57.

Derselbe, 1903: On the Differentiation of Muscular Tissue when Removed from the Influence of the Nervous System. Proc. Ass. Am. Anat. American Journal of Anatomy, Vol. 2.

Herbst, Curt, 1894: Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. I. Die Bedeutung der Richtungsreize. Biol. Zentralbl., Bd. 14.

Derselbe, 1901 a: Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stellen von Augen. V. Weitere Beweise für die Abhängigkeit des Regenerates von den nervösen Zentralorganen. Archiv f. Entwicklungsmechanik, Bd. 13.

Derselbe, 1901 b: Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig 1901.

His, W., 1886: Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarks und der Nervenwurzeln. Abhandl. math. phys. Klasse, Kgl. Sächs. Gesell. Wiss., Bd. 13.

Kölliker, A., 1885: Histologische Studien an Batrachierlarven. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 43.

Leydig, Franz, 1850: Über die Schleimkanäle der Knochenfische. Archiv f. Anat., Phys. u. wiss. Med. 1850.

Loeb, Jacques, 1893: Über die Entwicklung von Fischembryonen ohne Kreislauf. Pflügers Archiv, Bd. 54.

Malbranc, M., 1875: Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 26.

Mall, F. P., 1896: Reversal of the Intestine. Johns Hopkins Hospital Reports, Vol. 1.

Meyer, Semi, 1897: Durchschneidungsversuche am Nervus Glossopharyngeus Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 48.

Morgan, T. H., 1895: The Formation of one Embryo from two Blastulae. Archiv f. Entwicklungsmechanik, Bd. 2.

Derselbe, 1901: Regeneration. New York, 1901.

Peabody, James E., 1897: The Ampullae of Lorenzini of the Selachii Zoological Bulletin, Vol. 1.

Platt, Julia B., 1894: Ontogenetische Differenzierung des Ektoderms in Necturus. I. Studie. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 43.

Dieselbe, 1896: Ontogenetic Differentiations of the Ectoderm in Necturus. Study 2. On the Development of the Peripheral Nervous System Quart. Journ. Micr. Science, Vol. 38.

Raffaele, F., 1900: Ricerche interno alle sviluppo della linea e del nervo laterale negli Anfibi. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 17.

Randolph, Harriet, 1900: Chloretone (Acetonchloroform): an Anaesthetic and Macerating Agent for Lower Animals. Zool. Anzeiger, Bd. 23.

Retzius, Gustaf, 1898: Zur Kenntnis der Lorenzinischen Ampullen der Selachier. Biol. Untersuchungen, N. F., Bd. 8.

Roux, W, 1885: Einleitung zu den „Beiträgen zur Entwicklungsmechanik des Embryo“. Zeitschr. f. Biol., Bd 21. Auch in gesamm. Abhandl., Bd. 2.

Derselbe, 1893: Über die Selbstordnung der Furchungszellen. Gesammelte. Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen, Bd. 2.

Derselbe, 1894: Die Methode zur Hervorbringung halber Froschembryonen und zum Nachweis der Beziehung der ersten Furchungsebenen des Froscheies zur Medianebene des Embryo. Anat. Anzeiger, Bd. 9. Auch in gesamm. Abhandl. Bd. 2.

Derselbe, 1896: Über den Anteil von Auslösungen an der individuellen Entwicklung. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 4.

Derselbe, 1902 a: Über die Selbstregulation der Lebewesen. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 13.

Derselbe, 1902 b: Referat über Curt Herbst, Formative Reize in der tierischen Ontogenese, Ibid.

Schaper, Alfred, 1898: Experimentelle Studien an Amphibienlarven. Erste Mitteilung. Haben künstlich aufgelegte Defekte des Zentralnervensystems oder die vollständige Elimination desselben einen nachweisbaren Einfluss auf die Entwicklung des Gesamtorganismus junger Froschlarven. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 6.

Schultze, F. E., 1861: Über die Nervenendigung in den sogenannten Schleimkanälen der Fische und über entsprechende Organe der durch Kiemen athmenden Amphibien. Arch. f. Anat., Physiol u. wissensch. Med , 1861.

Derselbe, 1870: Ueber die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 6.

Semper, C., 1875: Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbeltiere. Arbeiten zool. zoot. Inst. Würzburg, Bd. 2.

Spemann, Hans, 1902: Entwicklungsphysiologische Studien am Triton-Ei. II. Archiv. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 15.

Szymonowicz, Ladislaus, 1897: Ueber den Bau und die Entwicklung der Nervenendigungen im Entenschnabel. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 48

v. Vintschgau, M. und Hönigschmied, J., 1877: Nervus glossopharyngeus und Schmeckbecher. Pflügers Archiv, Bd. 14.

Vöchting, H., 1892: Ueber Transplantation am Pflanzenkörper. Untersuchungen zur Physiologie und Pathologie, Tübingen 1892.

Van Wijhe, J. W., 1882: Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhand. koninkl. Akad. Wetenschappen. 22 Deel.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel III—V.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

a g = Acusticus-Ganglion.
at so = Sinnesorgane der Seitenlinie, die atypisch differenziert sind.
ax = Achsenzylinder-Fortsatz.
bl = Bläschen an der Spitze eines sich entwickelnden Sinnesorgans.
b m = Basalmembran der Epidermis.
c b = Cutisblatt.
ch = Chorda dorsalis.
d = Darm.
d k = Deckschicht der Epidermis.
e k = Ende des auswachsenden Achsenzylinder-Fortsatzes.
ep = Epidermis.

fl z = Flimmerzelle.
gr = Grundschicht der Epidermis.
g z = Ganglienzelle.
h f = Hautfalte, die bei der Verwachsung entstanden ist.
i v = Intersegmentale Verdickung der Epidermis.
l g = Lateralganglion.
med = Medullarrohr.
my = Myotom.
o b = Gehörblase.
p = Pigmentschicht der Epidermis.
sch z = Schwann'sche Scheidezelle.
s h = Sinneshaar.
s l = Seitenlinie.
s n = Seitennerv s. n. lateralis.
s p = Seitenplatten.
s z = Sinneszelle.
tr g = Trigeminus-Ganglion.
$u\ z_1$ = Umhüllungszelle (innerer Reihe) der Sinnesorgane.
$u\ z_2$ = Umhüllungszelle (äusserer Reihe).
ver = Verwachsungsgrenze.
v g = Vagusganglion.
w f = Wurzelfaser einer Vagusganglienzelle.

Tafel III.

Sämtliche Figuren auf dieser Tafel sind nach lebenden Froschembryonen bezw. Larven gemalt.

Fig. 1—4. Verlauf des Grundversuchs (Experiment F_{42}); vorderer Teil des Tieres, Rana sylvatica; hinterer Teil, Rana palustris. × 19.

Fig. 1. Zusammengesetzter Embryo, zwei Stunden nach der Heilung. Am Bauch ist die Wunde noch etwas offen.

Fig. 2. Derselbe Embryo, sechsundzwanzigeinhalb Stunden nach der Zusammensetzung. Die Bauchwunde ist hier vollständig geschlossen. Die Haut des Vorderstücks hat sich am Rücken etwas über das Hinterstück verschoben. Der vom dunklen Bestandteil ausgehende dunkle Strich ist die Anlage der Seitenlinie.

Fig. 3. Derselbe Embryo, einundfünfzig Stunden nach der Zusammensetzung. Weitere Verschiebung der Haut des Vorderstücks. Die dunkle Seitenlinie erstreckt sich bis auf den Schwanz und endigt etwas verdickt. Anfängliche Aufhellung der Schwanzflosse.

Fig. 4. Dasselbe Individuum, etwas über vier Tage nach der Zusammensetzung. Die Seitenlinie (Hauptreihe) erscheint jetzt als eine Reihe schwarz pigmentierter Punkte. Vierundachtzig davon sind innerhalb der Palustris-Epidermis vorhanden. In der Rückenflosse zeigt sich die dorsale Reihe, aber nicht so deutlich.

Fig. 5. Oberflächenbild der Epidermis vom Bauch eines zusammengesetzten Embryo im Stadium von Fig. 2. ver = Grenze zwischen Sylvatica- und Palustris-Epidermis. Die mit dunklen Zellen bedeckte gelbe Zone (a) stellt denjenigen Teil vom Palustris-Dotter dar, der von der verschobenen Sylvatica-Epidermis überdeckt ist. Die rundlichen Zellen sind Flimmerzellen. × 200.

Fig. 6. Oberflächenbild von drei Sinnesorganen der Seitenlinie mit umliegendem Teil der Epidermis von einer normalen Sylvatica-Larve, Länge, ca. 10 mm, Alter, vier bis fünf Tage älter als das Transplantationsstadium. Das mittlere der drei Sinnesorgane ist bei tiefer, die beiden anderen bei oberflächlicher Einstellung gezeichnet. × 325.

Fig. 7. Oberflächenbild von drei Sinnesorganen einer Palustris-Larva, die etwas älter war, als die Sylvatica-Larve. Das an der rechten Seite der Figur befindliche Sinnesorgan ist bei tiefer Einstellung gezeichnet × 325.

Fig. 8. Oberflächenbild von drei Sinnesorganen der Seitenlinie einer zu sammengesetzten Larve im Stadium von Fig. 4. Die Sinnesorgane haben alle Merkmale von Sylvatica-Organen, sind aber von Palustris-Epidermis umgeben. × 325.

Tafel IV.

Fig. 9. Aus einem Frontalschnitt durch einen Embryo von R. sylvatica, 3,3 mm lang (Textfig. 1). × 75.

Fig. 10. Teil von einem Querschnitt durch die Vagusgegend eines Embryo von R. sylvatica, 4 mm lang (Textfig. 2). × 75.

Fig. 11. Vagusganglion und Anlage der Seitenlinie aus einem Frontalschnitt durch einen Embryo von R. palustris, 4 mm lang (Textfig. 3). × 613.

Fig. 12. Vagusganglion und Anlage der Seitenlinie aus einem Sagittalschnitt durch einen Embryo von R. palustris, 3,8 mm lang. Die eine Zelle ($g\ z_1$) ist nach einem daneben liegenden Schnitt hineingezeichnet worden. × 613.

Fig. 13. Teil eines Frontalschnittes durch einen Embryo von Amblystoma punctatum, ca. 6 mm lang. × 52.

Fig. 14. Teil des Vagusganglions und der Anlage der Seitenlinie aus demselben Schnitt wie Fig. 13. × 525.

Tafel V.

Fig. 15. Teil eines Frontalschnittes durch einen Embryo von R. virescens, 4 mm lang (Tegtfig. 4). × 75.

Fig. 16. Anfangsstadium eines Sinnesorgans der Seitenlinie aus einem Frontalschnitt eines Embryo von R. virescens, 5,2 mm lang (Textfig. 5). × 613.

Fig. 17. Weiter differenziertes Sinnesorgan aus einem Frontalschnitt durch eine Virescens-Larve, 6,5 mm lang (Textfig. 6). × 613.

Fig. 18. Noch weiter differenziertes Sinnesorgan aus einem Frontalschnitt einer Sylvatica-Larve, sechs Tage älter als das Transplantationsstadium. Experiment K_8. × 613.

Fig. 19. Sinnesorgan aus einem Frontalschnitt durch eine Larve von R. sylvatica, 15,5 mm lang: nach einem in Pikro-Osmium-Säure konservierten und nachträglich mit Gerbsäure gebeiztem Präparat. × 613.

Fig. 20. Sinnesorgan einer Larva von R. palustris desselben Alters wie die Sylvatica-Larve, wonach Fig. 18 gezeichnet wurde. × 613.

Fig. 21. Sinnesorgan aus dem Schwanz eines zusammengesetzten Embryo (Experiment M_{40}) derselben Art, wie der in Fig. 1–4 abgebildete, fünf Tage nach der Verwachsung eingelegt. Das Sinnes-Organ ist Sylvatica-Ursprungs; die Haut gehört zum Palustris-Komponenten. Mit Fig. 18 und 20 zu vergleichen. × 613.

Fig. 22. Sinnesorgan aus einem zusammengesetzten Embryo (Exp. MQ_8). Der Embryo wurde drei Tage nach der Zusammensetzungsoperation, zwei Tage nnch dem Abschneiden des Kopfes (Entfernung des Vagusganglions) konserviert. × 613.

Fig. 23. Sinnesorgan, parallel zur Hautoberfläche getroffen; aus einem Sagittalschnitt durch einen 15 mm langen Embryo von R. sylvatica (C_5), × 613.

Fig. 24. Aus einem Frontalschnitt durch einen zusammengesetzten Embryo (Experiment MQ_8). Stück der Epidermis an der Verwachsungsgrenze (ver) und Reste des proximalen Teils vom Seitennerven. × 613. (Vergl. Fig. 22.)

Fig. 25. Aus einem Frontalschnitt durch einen zusammengesetzten Embryo (Experiment I_{18}). Verhinderung des Auswachsens der Seitenlinie durch Hautfaltenbildung an der Verwachsungsgrenze. × 153.

Fig. 26. Aus einem Frontalschnitt durch die Rückenflosse desselben Exemplars. Ablenkung der dorsalen Seitenlinie durch Narbenbildung an der Verwachsungsgrenze. × 153.

Aus dem Anatomischen Institut in Bonn.

Zur Entwicklung des schallleitenden Apparates mit besonderer Berücksichtigung des Musculus tensor tympani.[1])

Von

Dr. **Rudolf Eschweiler,**

Privatdozent an der Universität Bonn, Spezialarzt für Hals-, Nasen- und Ohrenkranke.

Hierzu Tafel VI—IX und 6 Textfiguren.

Inhalt.

I. Vorbemerkungen.

Obschon die Mittelohrmuskeln durch ihre Morphologie und besonders durch ihre noch umstrittene Funktion zum entwicklungsgeschichtlichen und vergleichend anatomischen Studium herausfordern, ist das in der Literatur niedergelegte einschlägige Material sehr spärlich. Die Lehrbücher machen die Entwicklungsgeschichte dieser Muskeln unter dem Kapitel „Schallleitender Apparat“ oder „Mittelohr“ mit einigen Worten ab; die oft sehr umfangreichen Spezial-Arbeiten über Entwicklung des Mittelohrs und seines Inhaltes verwenden auf denselben Gegenstand meist nur im Anschluss an die Genese der Gehörknöchelchen einige Bemerkungen. Selbst da, wo die Mittelohrmuskulatur eingehender

[1]) Eine Auswahl der Serienschnitte wurde auf der 11. Versammlung der deutschen otologischen Gesellschaft in Trier 1902 demonstriert. Verhandlungen d. d. ot. Ges. Jena. G. Fischer 1902. S. 114.

behandelt wird, beschränken sich die Studien fast ganz auf die Entwicklung der Muskeln nach der Differenzierung des Muskelbauchs, auf die Befestigung desselben am Felsenbein, die Entstehung der Abbiegung seiner Sehne etc. Hierhin gehört vor allem J. Broman.[1]) Die erste Erwähnung des Muskels findet sich bei Bromans Embryo von 20,6 mm Nacken-Steisslänge: „Der Musculus tensor tympani ist angelegt und inseriert am manubrium mallei medial von der Chorda tympani."

Aber unseres Erachtens ist gerade die Entwicklungsphase vor Differenzierung des Muskels besonders interessant, da mit Ausbildung der Muskelelemente und mit Anlage der Endsehne der Muskel in einen dem definitiven nahen Zustand gekommen ist, welcher eine Ableitung aus primitiveren Verhältnissen selten mehr möglich macht. Allerdings gibt uns in diesem sowohl, wie auch noch im fertigen Zustand der Muskelnerv, d. h. die Art seines Herantretens an den Muskel und seine intramuskuläre Verzweigung wichtige Fingerzeige für die Lageveränderungen, welche die primitive Muskelanlage und der differenzierte Muskel durchgemacht haben.[2]) Entscheidend bleibt aber auch hier in erster Linie die direkt nachgewiesene Abspaltung einer Muskelanlage aus dem gemeinsamen Blastem.

In der vorliegenden Arbeit soll demgemäss besonderes Gewicht auf die Entwicklungsgeschichte des Musculus tensor tympani vor seiner definitiven Ausbildung gelegt werden. Die einzige Arbeit, welche sich in der Literatur fand und die dieselben Ziele verfolgt, ist ein kurzer Vortrag G. Killians.[3]) Da der Autor seine Beläge zu den gemachten kurzen Ausführungen in einer längeren Arbeit nicht, wie er vorhatte, veröffentlicht hat, so ist jene Publikation zu wenig beachtet worden.

Das Material zu der vorliegenden Beschreibung lieferten Schweineembryonen, welche Herr Professor Harrison aus Baltimore gesammelt hatte und mir liebenswürdigst überliess. Die Konservierung geschah teils mit Eisessig-Sublimat, teils mit Zenker'scher Flüssigkeit. Ich erhielt die Embryonen nach der Fixierung in 80% Alkohol konserviert. Die Köpfe wurden in

[1]) Die Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen beim Menschen. Anatomische Hefte 1898. I. Band 11, S. 509.

[2]) Vergl. die Arbeiten von M. Nussbaum: Über Nerv und Muskel.

[3]) Anatomischer Anzeiger, Band 5.

absolutem Alkohol nachgehärtet, in Paraffin eingebettet und in Serienschnitte zerlegt. Die Schnittebene verlief bei allen Stadien frontal und zwar senkrecht zur Mundspalte, resp. zur ersten Kiemenfurche. Textfigur 1 diene zur Orientierung. Wie aus



Fig. 1. 1/1. a—b Schnittebene.

dem Vergleich von Textfigur 1 und 2 hervorgeht, ändert sich bei fortschreitendem Wachstum das Verhältnis der Lagerung der Organe zueinander, sodass Auge und Ohrgrübchen zur Schnittebene in wechselnde Beziehung kommen. Es ist demgemäss der Vergleich einzelner Schnitte aus verschiedenen Serien miteinander nicht ohne weiteres statthaft. Wenn bei der Beschreibung dennoch gelegentlich auf andere Figuren verwiesen wird, so geschieht das nicht nur auf Grund der Ähnlichkeit,

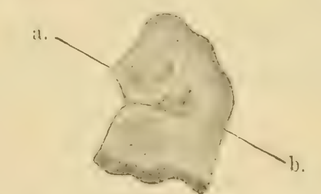


Fig. 2 (vergrössert). a—b Schnittlinie.

sondern weil die Rekonstruktionsfigur, die man sich beim immer wiederholten Durchstudieren der Serien bildet, einen solchen Vergleich zulässt. Von Herstellung von Rekonstruktionsmodellen und Abbildungen solcher wurde Abstand genommen. Unseres Erachtens sind nur solche Organe und Organanlagen durch Rekonstruktionsbilder deutlich zu machen, welche ein abgeschlossenes Ganzes bilden, d. h nicht nur selbst deutlich abzugrenzen sind, sondern auch unabhängig von ihrer Nachbarschaft einer gesonderten Betrachtung unterzogen werden können. Solange es sich z. B. um rein blastematöse Organanlagen handelt, ist es schwer, wenn nicht unmöglich, eine für alle Untersucher gleiche Abgrenzung gegen das Mesoderm einzuhalten; aber selbst wenn das

bei der Anlage der Mittelohrmuskeln gelänge, so müsste das Modell ausser ihr auch noch die Gehörknöchelchen, das Felsenbein, die Nerven und vor allem den tubo-tympanalen Spalt samt Gehörgang enthalten, und ein solches Modell würde für den Autor wohl sehr instruktiv, für den Leser aber in Abbildung unverständlich sein.

Die Schnittdicke betrug meist 0,01 mm. Sie ist bei der Beschreibung der einzelnen Serien jedesmal angegeben. Mit Ausnahme des ältesten Stadiums von 53 mm Scheitelsteisslänge bedurften die Embryonen nicht der Entkalkung. Jener älteste Embryo wurde in 5 % Salpetersäure entkalkt und nach der Härtung in Celloidin eingebettet. Zur Färbung wurde stets Hämalaun mit gutem Erfolge verwandt. Die beiden ältesten Embryonen wurden ausserdem mit Kongorot nachgefärbt, derart, dass die mit Hämalaun gefärbten Schnitte in Wasser gewaschen und dann 15 Sekunden lang in eine 1/4 % wässerige Kongorotlösung getunkt wurden. Darauf Auswaschung in reichlich Wasser und Alkohol-Öl-Lackeinbettung. Das Kongorot kann zwar nicht als spezifisches Färbemittel für die Nerven gelten, aber die so behandelten Schnitte zeigten den Knorpel rein blau, das Bindegewebe violett die Muskelfasern violett mit vorherrschendem roten Ton und die markhaltigen Nerven eigentümlich ziegelrot. Obschon dieser Farbenton nicht immer so deutlich ausgeprägt ist, dass von einer spezifischen Färbung gesprochen werden kann erleichtert er doch die Unterscheidung und Verfolgung nervöser Elemente durch die Serie hindurch und es kann daher die sehr einfache Methode durchaus empfohlen werden.

Um eine möglichst grosse Einheitlichkeit der Nomenklatur zu erreichen, wurden zur Bezeichnung der Gewebsarten die von Broman vorgeschlagenen Ausdrücke adoptiert: „Blastem, Vorknorpel, Knorpel". Die muskulären Elemente können auch nach ihrer Entwicklungsstufe in dreierlei Weise bezeichnet werden: Bildungszellen, „sie bestehen aus spindelförmigen Zellen mit länglichen Kernen und lassen eine deutlich streifige Anordnung der ganzen Anlage erkennen" (Reuter[1]), Fasern, welche noch keine Querstreifung aufweisen, und endlich Muskelfasern, an

---

[1]) Reuter. Über die Entwicklung der Kaumuskulatur beim Schwein. Anatomische Hefte I. Bd. 7. 1897. S. 245.

welchen Querstreifung, wenn auch noch nicht so deutlich wie beim erwachsenen Tier, nachzuweisen ist.

Die Raumbezeichnungen im Verfolg der Serienbeschreibung bezieht sich stets auf die Abbildungen. „Oben“ ist also das in der Zeichnung nach dem oberen Ende hin Gelegene, durchweg ist oben „dorsal“ und unten „ventral“. „Vorne“ und „hinten“ bezieht sich auf das Fortschreiten in der Serie, so sind also die vorderen Schnitte die oralen, die hinteren die aboralen, da die Durchsicht der Serien stets mit den am meisten oralwärts gelegenen Schnitten beginnt.

Die Zeichnungen der Figuren 1—34 wurden, soweit es sich um mikroskopische Schnitte handelte, mit dem Leitz'schen Zeichenprisma entworfen und von mir selbst ausgeführt. Fig. 35 und 36, sowie Textfigur 3 wurden von Fräulein Zennek gezeichnet.

II. Beschreibung der Serien.

Embryo a.

(Figur 1 und 2, Tafel VI.)

Scheitel-Steisslänge 10,5 mm. Es besteht keine Mamillarlinie und keine Andeutung von Mamillen. An den Extremitäten noch keine Zehen. Thränen-Nasenfurche nicht geschlossen. Augenlider sind nicht vorhanden. Die erste Kiemenspalte ist von Ohrhöckern umgeben. Schnittdicke 0,01 mm. Färbung mit Hämalaun.

Die Ausbildung eines tubo-tympanalen Raumes befindet sich bei diesem Embryo noch auf einer sehr primitiven Stufe. Die primäre Paukenhöhle wird durch einen Teil der ersten Schlundtasche gebildet und ist in keiner Weise scharf gegen den Munddarm abzugrenzen. Auf den Querschnittsbildern erscheint die erste Schlundtasche als ein schmales, von innen oben nach unten aussen verlaufendes Lumen (I in Fig. 1, Tafel VI, Schnitt No. 104), dem vom Ektoderm her die erste Kiemenfurche entgegenkommt (I^a); beide zusammen bilden so die Abgrenzung des ersten vom zweiten Kiemenbogen (A und B). Jeder dieser Kiemenbogen hat seinen eigenen Epithelüberzug und die Trennung von Schlundtasche und Kiemenfurche kommt nur durch epitheliale Verklebung zustande. Es dürfte wohl kein Zweifel darüber bestehen, dass in einem noch jüngeren Stadium eine Trennung der beiden Kiemenbogen durch eine bis in den Munddarm reichende Kiemen-

spalte besteht. Jeder Kiemenbogen enthält ungefähr in seiner Mitte den zugehörigen Nerven. Wenn man die Serie aboralwärts verfolgt, so trennt sich das Lumen der primitiven Paukenhöhle vom Munddarm, weil die erste Schlundtasche eine Ausbuchtung nach hinten enthält, deren am meisten occipitalwärts gelegene Ecke dicht unter dem Ektoderm liegt. Auf diese Weise werden in den höher nummerierten Schnitten der Serie die Frontalschnitte durch dieses Lumen immer kleiner und entfernen sich immer mehr von der Mittellinie, bis schliesslich nur noch ein kleines Lumen medial von der epithelialen Verklebung des ersten mit dem zweiten Kiemenbogen sichtbar ist. Figur 2, Tafel VI, Schnitt 118 diene zur Illustration. Das hinterste Ende der ersten Schlundtasche ist erreicht. Der Hohlraum der Labyrinthblase ist jetzt angeschnitten. In Schnitt 129 ist kein Lumen der Schlundtasche mehr vorhanden. Die Vereinigung des ersten und zweiten Kiemenbogens ist damit vollzogen. Die primitive Vena jugularis (V. j. in Fig. 1 und 2) reicht immer höher nach oben und trennt schliesslich (Schnitt 133) die Labyrinthblase vom Ektoderm.

Die beiden Kiemenbogen sind nicht nur durch die erwähnte Einschnürung voneinander getrennt, sondern auch von ihrer Umgebung dadurch gesondert, dass die Grenze zwischen ihrem dichten, stark gefärbten Blastem und dem indifferenteren Gewebe ziemlich deutlich ist. Innerhalb des Kiemenbogenblastems ist indessen in diesem Stadium, abgesehen von Nerven und Gefässen, weder eine Differenzierung in Organanlagen, noch irgend eine Teilung in einzelne Abschnitte zu erkennen.

Embryo b.

(Figur 3, 4, 5, 6 Tafel VI.)

Scheitel-Steisslänge 14 mm. In der Ausbildung der äusseren Formen besteht fast kein Unterschied von dem vorhergehenden Stadium. Schnittdicke 0,01. Färbung mit Hämalaun.

Wie in den Vorbemerkungen erwähnt wurde, hat sich das Lageverhältnis der einzelnen Organe zueinander verschoben, so dass die Schnittebene, obwohl ebenfalls frontal senkrecht zur Mundspalte geführt, etwas andere Übersichtsbilder liefert. Es ist aus Figur 3 bis 6 ersichtlich, dass das Auge in allen abgebildeten Schnitten enthalten ist, andererseits tritt das Labyrinth erst

aboral von Schnitt 171 (Figur 6) auf. Trotzdem ergeben sich aus der Gesamtbetrachtung ähnliche Verhältnisse, wie beim Embryo von 10,5 mm Länge.

In Figur 3, Schnitt 144 der Serie, ist die Mundhöhle (M) unfern dem Übergang von Ober- in Unterlippe getroffen. Die Kopfdarmhöhle ist ausserdem bei R und R^1 angeschnitten. Die erste Kiemenfurche I^a markiert äusserlich die Sonderung der Kiemenbogen. Von Innen her bildet das Lumen R den ersten Anschnitt einer oralwärts sich erstreckenden Nische der Kopfdarmhöhle, welche die Sonderung der Bogen verdeutlichen hilft. Mitten in der eingeschnürten Stelle liegt ein Gefäss, welches nach oben und unten einen Zweig abgibt. Sein fernerer Verlauf ist nicht zu erweisen, es verliert sich vielmehr zwischen den Zellen des Blastems. Die beiden Kiemenbogennerven sind bei N^5 und N^7 im Querschnitt sichtbar. Bei Weiterverfolgung der Schnitte tritt eine Verschmelzung der verschiedenen dem Kopfdarm angehörenden Lumina ein. Zunächst verschmilzt die Mundhöhle M mit dem Lumen R (Figur 4), dann auch mit dem Lumen R^1 (Figur 5). Gleichzeitig aber sondert sich von der Kopfdarmhöhle eine seitliche Tasche, die erste Schlundtasche (I) ab, zunächst breit mit dem Kopfdarm kommunizierend, dann, aboralwärts, immer mehr von ihm divergierend und daher im Querschnittsbild getrennt. In Figur 5 stellt diese Tasche ein knieförmiges Lumen dar, welches mit seiner Winkelspitze der ersten Kiemenfurche gegenübertritt und nun sehr deutlich den ersten vom zweiten Kiemenbogen trennt. In Figur 4 dicht über dem Isthmus, in Figur 5 dicht unter demselben verläuft ein Nerv. Er ist vom Nervus facialis bis zur Zunge zu verfolgen (n).

Durch die knieförmige Biegung des Schlundtaschenlumens können zwei Abschnitte desselben unterschieden werden (Figur 5): ein oberer (dorsaler), der von oben innen nach unten aussen verläuft, und ein unterer (ventraler), der von oben aussen nach unten innen verläuft. Der erstere Teil reicht viel weiter nach hinten (aboralwärts) und ist daher in Schnitt 171, Figur 6, Tafel VI noch zu sehen; der untere Abschnitt schwindet aus den Durchschnittsbildern in Schnitt 165 der Serie. Figur 6 bietet Ähnlichkeit mit Figur 1 und 2, welche dem jüngeren Embryo von 10,5 mm Länge entnommen sind. Ein deutlicher Unterschied von diesem und ein Beweis der fortgeschrittenen Ent-

wicklung liegt indessen unter anderm darin, dass jetzt die hintere Ecke der Schlundtasche (I in Figur 6) nicht bis an die äussere Oberfläche reicht, sondern durch eine dickere Mesodermschicht von ihr getrennt wird. Auch bei diesem Embryo lässt sich aus dem Blastem der beiden ersten Kiemenbogen noch keine Anlage von Mittelohrgebilden abgrenzen. Auch in der Nachbarschaft des vom Nervus facialis zur Zunge verlaufenden Nerven, den ich noch nicht als Chorda tympani bezeichnen möchte, ist keine Differenzierung angedeutet. Die Gegend, in welcher dieser Nerv verläuft, ist nicht diejenige, in der sich das Mittelohr bei fortschreitender Entwicklung ausbilden wird, sondern dieses entsteht aus dem mehr aboral liegenden Blastem. Da nun im erwachsenen Zustande die Chorda das Mittelohr durchzieht, und die Vereinigung mit dem Nervus facialis sozusagen am aboralen Pol der Trommelhöhle erfolgt, so muss eine ganz bedeutende Verschiebung der Einmündungsstelle in den Nervus facialis gegen die Endigung der Chorda nach der Zunge hin erfolgen, gleichzeitig mit einer schleifenförmigen Ausziehung der Chorda nach hinten. Im Schlusskapitel wird noch näher auf diesen Punkt eingegangen werden.

Embryo c.

(Figur 7, 8, 9, 10, 11 Tafel VI.)

Scheitel-Steisslänge 15,25 mm. In der Mamillarlinie sind 5 Warzen angedeutet. An der vorderen Extremität sind zwei Zehenwülste durch dicke Schwimmhaut miteinander verbunden. An der hinteren Extremität sind keine Zehen ausgeprägt. Die Ohrmuschel stellt einen kleinen Höcker dar, vor dem zwei Grübchen liegen, ein flaches oberes und ein tieferes unteres.

Schnittdicke 0,01 mm; Färbung mit Hämalaun.

Während zwischen den Stadien von 10,5 und 14,0 mm Länge ein nur geringer Unterschied in der Entwicklung konstatiert werden konnte, steht dieser nur unwesentlich an Grösse fortgeschrittene Embryo auf einer viel höheren Entwicklungsstufe. Es prägt sich dies schon in der äusseren Form aus. Besonders bemerkenswert ist die zum ersten Mal zu konstatierende Sonderung des Kiemenbogenblastems in Organanlagen und das Auftreten der Kaumuskulatur.

Figur 7, Schnitt 94, Tafel VI, zeigt die Mundhöhle. Der Schnitt liegt 0,35 mm hinter der Kommissur von Ober- und

Unterlippe, also ziemlich weit oralwärts. Weder vom Kopfdarm noch von aussen her ist eine Trennung des ersten und zweiten Kiemenbogens angedeutet; dagegen scheidet die seitliche Partie der Mundspalte den Bezirk des Oberkiefers vom Unterkiefer. Das Blastem ist um den Spalt herumgelagert und enthält ventral von ihm eine dichtere runde Anhäufung von Zellen, nämlich den Querschnitt durch die vordere Partie der Anlage des Meckel'schen Knorpels (Me). Dicht über ihm liegt der Querschnitt durch den Nervus mandibularis (N^5). Dorsal von der Mundspalte ist ein grosser ovaler Nervenquerschnitt sichtbar; es ist der den Oberkieferfortsatz versorgende Ast des Trigeminus (V). Bei 1 verläuft neben einem Gefäss ein aus der Zunge kommender Nerv, welcher sich späterhin mit dem N. mandibularis vereinigt. In der Folge verkürzt sich der seitliche Mundspalt M, dagegen beginnt an der ersten Abbiegung seines Querschnittlumens nach unten eine spitze, taschenförmige Ausstülpung sich zu bilden. Figur 8, Schnitt 132, zeigt diese Verhältnisse. Der Meckel'sche Knorpel ist noch deutlicher gegen seine Umgebung abgesetzt, als im vorhergehenden Bilde. Dicht über ihm liegt jetzt der Nerv N^5, welcher einen Ast nach aussen unten abgibt. In der unteren Bildhälfte ist ein Schnitt durch das Kehlkopflumen sichtbar. In dem um den Meckel'schen Knorpel dicht gehäuften Blastem finden sich lang ausgezogene Bildungszellen. Die erste Spur davon befindet sich in Schnitt 126 medial vom Nerven und dem Meckel'schen Knorpel; sie bleibt deutlich bis zum Schnitt 138. In Figur 8 ist diese Stelle mit K bezeichnet. Es handelt sich um die erste Kaumuskelanlage. Der Raum zwischen ihr und dem Mundlumen ist durch dichtes Blastem (Bl.) ausgefüllt, welches bis an den Epithelüberzug reicht. Die Chorda tympani hat sich vom Nervus trigeminus entfernt und bleibt dicht beim Meckel'schen Knorpel, neben dem sie im Querschnitt sichtbar bleibt. Der Nervus V. verläuft etwas nach oben, trennt sich dabei vom Meckel'schen Knorpel und geht in das grosse dreizipflige Ganglion nervi trigemini über. In Figur 8 ist die Chorda tympani durch den kleinen hellen Punkt medial und oben dicht am Meckel'schen Knorpel markiert. In den mehr aboralwärts liegenden Schnitten erleidet nun die seitliche Mundspalte M, d. h. die erste Schlundtasche Modifikationen. Die vorher erwähnte spitze Einstülpung an der Abbiegung der Mundspalte nach unten

(s. Fig. 8) nimmt grössere Ausdehnung an. Von aussen her senkt sich gegenüber dem lateralen Ende der ersten Schlundtasche der äussere Gehörgang ein, sodass jetzt durch diese Einschnürung der erste vom zweiten Kiemenbogen gesondert wird. Aus der Kehlkopfgegend löst sich der Reichert'sche Knorpel aus dem dortigen dichten Blastem los und zieht, im schrägen Querschnitt getroffen, nach hinten und oben. Figur 9, Tafel VI, diene zur Illustration. Die erste Schlundtasche (M oder I) mit ihrer sichelartigen Verzweigung nach oben innen liegt gegenüber dem primitiven äussern Gehörgang, welcher als Derivat der ersten Kiemenfurche mit I^a wie in den vorhergehenden Figuren bezeichnet ist. Über dem Meckel'schen Knorpel, dessen Struktur vorknorplig (Broman) ist, liegt der hier zweizipflige Nervus trigeminus nahe seiner Verbindung mit dem Ganglion nervi trigemini s. Gasseri (G). Re ist der Reichert'sche Knorpel. Die rundliche Vertiefung am Boden der Mundspalte deutet auf die Vereinigung der Schlundtasche mit dem dem Kehlkopf angehörenden Lumen hin. In dem Isthmus zwischen Gehörgang und Schlundtasche ist das Blastem sehr dicht gehäuft und nach unten, gegen den Bezirk des zweiten Kiemenbogens hin deutlich abgegrenzt. Hier sind die ersten Spuren der Hammergriffanlage zu suchen. Nach oben hin bis zum Nervus trigeminus und medial bis zum Rande des Schlundtaschenlumens ist das Hammergriffblastem von dem den genannten Bezirk ausfüllenden Blastem nicht zu trennen. Nur der Meckel'sche Knorpel bildet innerhalb desselben einen runden, offenbar durch Zunahme der Intercellularsubstanz heller erscheinenden Fleck. Wenn man die Serie aboralwärts weiter verfolgt, so verschwindet diese Differenzierung rasch; der Querschnitt des Meckel'schen Knorpels geht in dem umgebenden Blastem auf, letzteres aber nimmt einigermassen verwaschene Umrisse des Hammers an. Gleichzeitig hat sich das seitliche Schlundtaschenlumen mit dem dem Kehlkopf zugehörigen zu einem gemeinsamen Rachenlumen verbunden und sehr bald trennt sich dann wieder das laterale S-förmige Endstück der Schlundtasche vom Kopfdarm. Nach vollzogener Trennung darf dieses Lumen jetzt als Paukenhöhle bezeichnet werden (Figur 10, Tafel VI, Schnitt 171). Dieser Schnitt ist der erste, welcher die Trennung des Paukenhöhlenlumens zeigt. Bei L ist die Labyrinthkapsel angeschnitten. Mit P ist die Paukenhöhle bezeichnet; sie ent-

spricht dem Lumen I in den Abbildungen der jüngeren Embryonen Die S-Form dieses Durchschnitts ist deutlich. Lateral vom oberen Teil dieses S liegt die Blastemmasse, welche etwa Hammerkontouren besitzt. In ihr und zwar dem Paukenlumen dicht benachbart steckt die Anlage des Musculus tensor tympani, die indessen noch nicht differenziert ist. An der ersten Winkelbiegung des Paukenlumenschnittes ist als heller Fleck die Chorda tympani sichtbar. Vom Nervus trigeminus ist nur noch sein Ganglion (G) sichtbar.

Die Paukenhöhle nähert sich ihrem aboralen Ende; die Querschnitte werden immer kleiner und in Schnitt 188 ist nur noch ein schmaler Epithelstreifen ohne Lumen sichtbar. Neben diesem liegt medial die Stapesanlage. Der Reichert'sche Knorpel hat sich letzterer sehr genähert und schliesslich erfolgt die Vereinigung von langem Ambossfortsatz, Stapes und Reichert'schem Knorpel, die ihr Blastem ineinanderfliessen lassen (Schnitt 195, Fig. 11). Bei L ist das Lumen des Labyrinths angeschnitten. Über der vorknorpligen Labyrinthkapsel verläuft der Nervus facialis (N^7), dem von unten her sein peripheres, mit dem Reichert'schen Knorpel verlaufendes Ende entgegenrückt. Mit letzterem vereinigt sich die Chorda tympani (ch). Die Stapesanlage (St) ist von der Arteria stapedis durchsetzt.

Embryo d.

(Figur 12, 13, 14, 15, 16 auf Tafel VII.)

Scheitel-Steisslänge 20,5 mm. Beiderseits bestehen 5 deutliche Mamillae. An der vorderen Extremität sind 4 Zehen durch eine Schwimmhaut miteinander verbunden. An der hinteren Extremität sind 3 Zehen, ebenfalls mit Schwimmhaut vorhanden. Der Augenbrauenbogen ist deutlich markiert. Augenlider bestehen nicht. Vor der zugespitzten Ohrmuschel liegt ein tiefes Grübchen. Schnittdicke 0,01 mm. Färbung mit Hämalaun.

Bei der Halbierung des Kopfes fiel die Schnittlinie nicht genau median. Infolgedessen ist in den Abbildungen 12 und 13 nur die seitliche Partie der Schlundspalten enthalten.

In Schnitt 154 der Serie Figur 12 Tafel VII fallen zunächst die Querschnitte des Meckel'schen und des Reichert'schen Knorpels in die Augen (Me und Re). Ersterer besteht hier aus fertigem hyalinem Knorpel, letzterer aus Jungknorpel. Über dem Meckel-

schen Knorpel gibt der Nervus trigeminus einen Ast nach unten lateral ab (vergl. Fig. 8 vom Embryo III). Um den Nerv und den Knorpel herum hat sich die Kaumuskelanlage schon deutlicher differenziert.

Querstreifung ist noch nicht zu sehen. Die Mundspalte M erstreckt sich, steil nach lateral oben verlaufend, bis an den Blastembezirk des ersten Kiemenbogens. Zwischen ihr und dem Meckel'schen Knorpel liegt eine stärkere, dichtere Anhäufung von Zellen, welche in Figur 12 mit Bl bezeichnet ist. Diese Blastemmasse ist auch schon in Fig. 8 bei dem Embryo von 15,25 mm Länge lateral von M deutlich sichtbar. Sie wird im Folgenden vielfach Beachtung finden, da in ihrem Verlauf der Musculus tensor tympani auftritt.

In diesem Bilde ist innerhalb des mit Bl bezeichneten Bezirks durch dunklere Färbung ein rundlicher Zellkomplex hervorgehoben. Er ist von dem Blastem, aus welchem die medialen Kaumuskeln hervorgehen, nicht scharf zu trennen. In diesem Zellkomplex ist die Anlage des Musculus tensor veli palatini zu sehen (t. v. p.)

In Schnitt 169 wird der vorderste Winkel des äusseren Gehörgangs angeschnitten. Entsprechend dem makroskopischen Befund, der ein tiefes Grübchen vor der Ohrmuschel ergab, handelt es sich beim Embryo von 20,5 mm Länge im Gegensatz zu dem von 15,25 mm Länge zum ersten Mal um einen Gehörgang, nicht mehr um eine Gehörgrube. In Schnitt 171 Fig. 13 ist er mit I[a] bezeichnet, um anzudeuten, dass er der ersten Kiemenfurche entspricht. Wie ersichtlich, hat sich die laterale Schlundtasche dem Meckel'schen Knorpel sehr genähert. Sie ist dem Abschluss gegen die Rachenhöhle sehr nahe und deshalb in Fig. 13 schon mit P bezeichnet (Paukenhöhle). In Schnitt 175 ist die Trennung vollzogen.

In Schnitt 190 Fig. 14, Taf. VII zeigt sich die Form der Paukenhöhle im Frontalschnitt. Das Lumen ist vielfältig gebogen und umfasst oben mit zwei Zipfeln das Blastem Bl. Medial ist die vorknorplige Labyrinthkapsel angeschnitten. Zwischen dem äusseren Gehörgang und der Paukenhöhle ist das Blastem dichter gehäuft: die Hammergriffanlage. Über dem Meckel'schen Knorpel ist der Nervus trigeminus sichtbar. Er strebt der Vereinigung mit einem grossen Ganglion zu. Medial von ihm liegen,

mit G. o. bezeichnet, stärker gefärbte Ganglienzellen; sie gehören dem Ganglion oticum an, dessen vorderes orales Ende hier angeschnitten ist. Fig. 14 entspricht topographisch ungefähr der Fig. 9 vom Embryo c, nur liegt der entsprechende Schnitt von Embryo d relativ etwas mehr aboralwärts, als der vom Embryo c.

In den Schnitten 200 ff nähert man sich der Verschmelzung des Meckel'schen Knorpels mit dem Hammergriff: der Querschnitt des ersteren wird an seiner unteren, ventralen Peripherie undeutlich konturiert, die Zellen des fertigen hyalinen Knorpels gehen allmählich in die grosskernigen Blastemzellen über, welche die Hammeranlage bilden. Je mehr man aboralwärts fortschreitet, umsomehr nimmt der Gehörknöchelchen-Apparat blastematösen oder vorknorpligen Charakter an, sodass in Fig. 15 Schnitt 214 kein hyaliner Knorpel mehr vorhanden ist. In diesem Bilde ist die Paukenhöhle stark reduziert. Ausgedehnte Labyrinthräume sind angeschnitten. Der Gehörgang hat sich nach aussen geöffnet und erscheint als breite Grube. Der Hammer H ist deutlich als solcher zu erkennen. Er zeigt auf dem Durchschnitt eine obere kolbige Anschwellung, welche dem Hammerkopf entspricht; nach unten folgt ein schlankes Mittelstück, welches in die viel weniger umschriebene Hammergriffanlage übergeht, die mehr einem grossen Blastemhaufen gleicht. In dem Blastembezirk Bl beginnt eine Differenzierung aufzutreten. Die Zellen erfüllen nicht mehr ganz gleichmässig verteilt den Raum zwischen Paukenhöhlenlumen und Hammerkopf, sondern es befindet sich nahe dem letzteren ein Bezirk, in dem die Zellen nicht nur dichter gehäuft, sondern auch in die Länge gezogen und einander parallel gelagert sind. Dadurch kommt, besonders bei ganz schwacher Vergrösserung, der Eindruck einer Faserbildung zustande Es ist derselbe Zelltypus, welcher bei der Kaumuskelanlage als Bildungszellen bezeichnet wurden. Die Richtung dieser sog. Fasern entspricht der in späteren Stadien auftretenden Fasern des Tensor tympani. Auch die Stelle, an der diese erste Andeutung einer Muskeldifferenzierung liegt, entspricht der Bildungsstätte der ersten wirklichen Muskelfasern. Ich nehme daher keinen Anstand, in Fig. 15, Schnitt 214 der Serie die erste Differenzierung des Musculus tensor tympani zu sehen. Sie wurde mit T. t. bezeichnet. Von der Paukenhöhle ist die Anlage durch eine Zone helleren Bindegewebes getrennt. Zum Labyrinth

bestehen gar keine Beziehungen. Das Ganglion oticum ist in rundem Durchschnitt dicht über der Muskelanlage sichtbar.

In Schnitt 230 ist das aborale Ende der Paukenhöhle erreicht. In den folgenden Schnitten geht der Hammerkopf unmerklich in den Ambosskörper über. Beide bestehen aus Vorknorpel. Vom Ambosskörper entwickelt sich der lange Ambossschenkel, der mit dem Stapes in Verbindung tritt. Der Reichert-sche Knorpel samt seinem Nerven hat sich den Gehörknöchelchen genähert. Mit dem Nervus facialis ist die Chorda tympani verschmolzen. Die Struktur des Reichert'schen Knorpels ist an dieser Stelle eine primitive geblieben; in Fig. 16, Schnitt 244 besteht er aus Vorknorpel. Die Ähnlichkeit von Fig. 16 mit Fig. 11 auf Tafel VI ist in die Augen fallend. Es muss überraschen, dass diese beiden Bilder in Bezug auf Differenzierung einen viel geringeren Fortschritt darstellen, als die mehr oralwärts gelegenen Schnitte aus je der Serie von Embryo c und Embryo d.

Embryo e.

(Figur 17, 18, 19, 20, 21, Taf. VIII.)

Scheitel-Steisslänge 25 mm. An der vorderen und an der hinteren Extremität sind vier Zehen durch eine Schwimmhaut miteinander verbunden. Die Augenlider sind vorhanden, aber noch nicht miteinander vereinigt. Schnittdicke 0,015 mm. Färbung mit Hämalaun.

Die Entwicklung der Organe hat bei diesem Embryo im Vergleich zum vorhergehenden Stadium bedeutende Fortschritte gemacht. Die Augenmuskulatur, die Kaumuskulatur und vor allem die Zungenmuskulatur ist sehr weit entwickelt. Der Kernreichtum der Muskelbündel ist noch gross, hat sich aber im Verhältnis vermindert. Das Gehirn ist jetzt grossenteils mit einer Kapsel von ausgebildetem hyalinem Knorpel umgeben. Das Os mandibulare beginnt sich deutlich zu differenzieren.

Zur ersten Orientierung diene Fig. 17 auf Tafel VIII Schnitt 169 der Serie. Der Schnitt liegt stark oralwärts, viel stärker als die erste Abbildung von Embryo d (Fig. 12). Es musste so weit zurückgegriffen werden, weil die Ableitung des Musculus tensor veli palatini aus der Kaumuskulatur hier deutlich ist. Die Mundspalte M verläuft seitlich von der Zunge Z nach abwärts

und biegt sich mit ihrem unteren Ende hakenförmig nach lateral oben um. Wo die erste Umbiegung nach unten erfolgt, liegt ein kleiner, nach oben aussen gerichteter Recessus. Den Meckelschen Knorpel (Me) umzieht lateral die umgekehrt S-förmige Anlage des Os mandibulare (Md), und um diese herum ist die Kaumuskulatur (K) orientiert. Der grösste Querschnitt durch letztere liegt medial vom unteren Teil der Mandibula. Ganz nahe seinem medialen Rande liegt der Querschnitt eines Muskels — des Musc. tensor veli palatini — (t. v. p.), welcher sich von dem grossen medialen Kaumuskel losgelöst hat. Er ist in Schnitt 163 noch mit ihm in Verbindung; unter Zunahme seines Kalibers trennt er sich dann von ihm und ist hier in Fig. 17 (Schnitt 169) durch eine schmale Zone hellen Bindegewebes von ihm geschieden.

Wenn man die Serie aboralwärts verfolgt, so werden die Querschnitte durch den Musculus tensor veli palatini grösser und bleiben immer der medial vom Unterkiefer liegenden Kaumuskulatur benachbart. Die in Fig. 17 kleine und stumpfe Ausbuchtung der Mundspalte nach oben aussen vertieft sich. In Schnitt 186, Fig. 18 liegt der Querschnitt des M. tens. veli palat. zwischen dieser Ausbuchtung und der Kaumuskulatur. Ihm benachbart und über ihm befindet sich der Durchschnitt durch das stärker gefärbte Ganglion oticum. Der mit dem Meckel'schen Knorpel verlaufende Trigeminusast gibt über ersteren weg einen Ast nach lateralwärts ab. Mit Gl. s. ist die Submaxillardrüse bezeichnet. In Schnitt 190 ist der Musc. tens. veli palat. geschwunden. Ein Bezirk dichteren Gewebes bildet aboralwärts gewissermassen seine Fortsetzung. Dieses Blastem, auf Fig. 19 mit Bl bezeichnet, liegt der mehrfach erwähnten Ausbuchtung der Mundspalte enge an. Die Kaumuskulatur schwindet auf der medialen Seite des Unterkiefers.

In Schnitt 209 bietet sich das in Fig. 19 wiedergegebene Bild. P ist die in Fig. 18 schon stärker betonte Ausbuchtung der Mundspalte nach aussen oben. Man darf sie als tubo-tympanalen Spalt bezeichnen. Die Abschnürungsstelle vom Rachen ist schon angedeutet. Wie ersichtlich, hat sich das laterale Ende des tubo-tymp. Raumes gegabelt und dadurch das Blastem Bl, welches mehr lateral vom Spalt lag, umfasst. Über dem Meckelschen Knorpel liegt die Hauptmasse des Ganglion oticum. Über diesem ist der Nervus trigeminus bei seiner Vereinigung mit

dem Ganglion Gasseri sichtbar. Re ist der Reichert'sche Knorpel, der hier noch vorknorplige Strucktur aufweist.

In Schnitt 218 tritt der äussere Gehörgang auf in Gestalt eines schmalen epithelial verklebten Lumens, welches parallel dem tubo-tympanalen Raum verläuft; dazwischen ist das Blastem ebenfalls dichter angeordnet: man nähert sich dem Hammergriff. Die Labyrinthkapsel, deren Struktur Vorknorpel ist, wird an ihrem vorderen Pol angeschnitten.

In Schnitt 222 trennt sich der tubo-tympanale Raum von dem Rachen. Im Blastem Bl treten gleichzeitig Differenzierungen auf, welche auf die Annäherung an den Musculus tensor tympani hinweisen; das Gewebe nämlich, welches bis dahin gleichmässig dicht und homogen in der Farbe war, wird fleckig gefärbt, weil an einzelnen Stellen die Zellen dichter gehäuft sind. In Schnitt 225 sind die ersten deutlichen Fasern im Querschnitt getroffen und in Schnitt 232, Fig. 20 zeigt sich der Muskelbauch. Weil die Fasern des Muskels im Querschnitt getroffen sind, ist der Muskelbauch nicht so scharf gegen das umgebende Gewebe abgesetzt, wie man es sonst zu sehen gewöhnt ist. T. t. ist der Muskel, Hg der Hammergriff; Ia der äussere Gehörgang. Der Meckel'sche Knorpel ist im Begriff, nach unten sich umbiegend, den Hammerkörper zu bilden, H, Me. An der medialen unteren Ecke seines Durchschnittes liegt die Chorda tympani. Über dem Bauch des Musculus tensor tympani ist das Ganglion oticum (G. o.) noch sichtbar.

In Schnitt 240 ist der Bauch des Musc. tensor tympani durch einen Strang von stärker gefärbten Zellen mit dem Hammerkopf verbunden. Dieser Strang geht auch auf den in den folgenden Schnitten erscheinenden Ambosskörper über und ist nicht mit der Muskelsehne zu verwechseln. Die Endsehne des Muskels entwickelt sich in Schnitt 250. Die Muskelfasern, welche bis jetzt oral-aboral verliefen, biegen nunmehr nach aussen um und verlaufen medio-lateral, ventralwärts geneigt. In Schnitt 255, Fig. 21 zeigt sich folgendes Bild: Die Paukenhöhle ist stark reduziert, der äussere Gehörgang (Ia) ist im Begriff, sich nach aussen zu öffnen. Zwischen beiden liegt der Hammer (H), dessen unteres Ende im Schnitt verbreitert erscheint. Nach oben hin ist seine Kontur nicht scharf, weil hier die Hammer-Ambossverbindung angeschnitten ist. Letztere ist in diesem Stadium noch weit von

der fertigen Form entfernt. Gelenkflächen und Kapsel sind noch im Stadium eines undifferenziertem Blastems. J ist der Schnitt durch den Ambosskörper. Zwischen dem Labyrinth und dem Hammergriff liegt der hier im Schnitt kegelförmige Musculus tensor tympani mit seiner Sehne. An dieser Stelle sind seine Fasern am meisten differenziert, ausserdem sind sie im Längsschnitt getroffen und daher besser als solche zu erkennen. Mit dem Vorknorpel der Labyrinthkapsel besteht keine Verbindung. Die Chorda tympani verläuft unter der Sehne des Muskels.

Embryo f.

(Fig. 22, 23, 24, 25, 26, 27, Taf. VIII.)

Scheitel-Steisslänge 30 mm. Die Augenlider sind deutlich entwickelt, klaffen aber weit. Der obere Augenbrauenbogen ist vorhanden. Die Rüsselplatte ist fertig gebildet und markiert so einen bedeutenden Fortschritt gegen das vorhergehende Stadium von 25 mm Scheitel-Steisslänge. Die Ohrmuschel bedeckt mit ihrem Zipfel das Ohrgrübchen. An der vorderen Extremität sind zwischen den Zehen keine Schwimmhäute vorhanden, während an der hinteren solche noch bestehen. Schnittdicke 0,01 mm. Färbung mit Hämalaun und Kongorot (s. technische Vorbemerkungen).

Ausgangspunkt der Beschreibung der Serie sei Schnitt 68, Figur 22, Tafel VIII. Das Bild ist der Figur 17 vergleichbar. Die Kaumuskulatur ist deutlicher ausgeprägt. Das Os mandibulare ist ziemlich scharf umschrieben. Der Musculus tensor veli palatini (t. v. p.) hat sich soeben vom medialen Kaumuskel (K) getrennt. Der Durchschnitt durch die Mundspalte M hat ähnliche Form wie in Figur 17.

In den folgenden Schnitten vergrössert sich das Querschnittsbild des Musculus tensor veli palatini und an seiner medialen Seite, zwischen ihm und dem Lumen der Mundhöhle, tritt eine dichtere Häufung von Blastemzellen auf. Das untere, hakenförmig gekrümmte Ende des Mundlumens verschmilzt mit dem Lumen der Kehlkopfgebilde, während an der oberen, mehr rundlich-bauchigen Ausbuchtung des Lumens der tubo-tympanale Spalt gebildet wird, wie aus Fig. 23 hervorgeht (Schnitt 99). Der vorhin erwähnte Zellhaufen zwischen Musc. tens. veli palat. und Mundlumen ist hier nicht mehr vorhanden. Zu beachten ist die Längenzunahme des Muskels.

In Schnitt 109 tritt das in Fig. 18 schon erwähnte Ganglion oticum in Erscheinung: es ist stark gefärbt und liegt dem aboralen Ende des Musculus tens. veli palat. dicht an. Die Umgebung des Muskels besteht aus dichterem Bindegewebe, in welches er allmählich ausläuft. Die mediale Kaumuskulatur schwindet.

In Fig. 24, Schnitt 118 der Serie zeigt sich folgendes Bild: Der Querschnitt des tubo-tympanalen Spalts ist jetzt von der Rachenhöhle getrennt. Lateral liegt ihm ein dreieckiger Bezirk dichteren Gewebes an (Bl.), in dessen oberem Abschnitt der Musculus tensor veli palat. ausläuft (t. v. p.): nahe bei ihm liegt das Ganglion oticum (G. o.). Lateral vom Meckel'schen Knorpel ist ein Stück der Mandibula zu sehen: am oberen Ende desselben setzt sich noch Kaumuskulatur an. Die ganze Rachen- und Kaumuskelgegend ist nach oben hin durch eine knorplige Wand abgegrenzt, in der zwei Symphysen sichtbar sind.

In Schnitt 135 wird das Gehörgangslumen angeschnitten, der tubo-tympanale Spalt verändert seine Form, indem aus dem schmalen, langen Lumen in Fig. 24 ein kürzeres, breiteres Lumen entsteht. Der mit Bl. bezeichnete Bindegewebsbezirk wird vom Paukenhöhlenlumen umfasst, indem sich lateral eine Ausstülpung der letzteren bildet, welche in Figur 25, Schnitt 141 der Serie angedeutet ist. Die Bezeichnungen der Figur sind dieselben wie in Fig. 23. Ia ist der Anschnitt des Gehörganglumens.

In Schnitt 148 wird der vordere Pol der Labyrinthkapsel angeschnitten. Das Paukenhöhlenlumen hat durch die eben erwähnte laterale Ausstülpung T-Form angenommen. Der Querbalken des T ist in seiner oberen Kontur eingekniffen. So zerfällt das Bindegewebe Bl. in einen lateralen und einen medialen Abschnitt. In dem medialen zeigen sich die ersten Fasern des Musculus tensor tympani. Sie sind oralwärts nicht scharf abzugrenzen, da sie im Querschnitt getroffen sind und im dichten Bindegewebe eingebettet liegen. Jedenfalls weist schon der Schnitt 150 an der Stelle, wo in Schnitt 160, Fig. 26, die Fasern abgebildet sind, die Abgrenzung eines kleinen, runden Bezirks von seiner Nachbarschaft auf. In Schnitt 152 tritt zwischen Gehörgang und Paukenhöhle in dem dort dicht gehäuften Blastem ein dunkler Fleck auf: der Durchschnitt durch das vordere untere Ende des Hammergriffs. Wenn man die Serie weiter

verfolgt, so bleibt dieser Durchschnitt sehr klein und scharf umschrieben, im Gegensatz zu der analogen Partie in der Serie vom Embryo von 25 mm Länge. Das Gehörgangslumen erweitert sich und nähert sich der Körperoberfläche.

In Schnitt 160, Fig. 26, zeigt sich folgendes Bild: Medial von dem T-förmigen Paukenhöhlenlumen liegt der Durchschnitt des vorderen Labyrinthkapselpols (L), lateral (I[a]) der äussere Gehörgang und zwischen beiden der Durchschnitt des Hammergriffendes (Hg.). Über dem Querbalken des T ist der Bindegewebskomplex Bl gelagert, welcher bei T. t. einen kleinen Bezirk von Fasern des Musculus tensor tympani im Querschnitt enthält. Der Meckel'sche Knorpel ist noch im scharf umgrenzten Querschnitt zu sehen und von der Umbiegungsstelle zum Hammerkörper weit entfernt.

In den folgenden Schnitten wird der Querschnitt des Musculus tensor tympani dicker, bleibt aber von der Labyrinthkapsel getrennt. In Schnitt 184 bereitet sich die Verschmelzung des Meckel'schen Knorpels mit dem inzwischen grösser im Schnitt erscheinenden Hammergriff vor. In No. 189 ist diese vollzogen und gleichzeitig findet eine Anheftung des Muskels an den Hammerkopf statt, wie sie schon bei der Beschreibung der vorhergehenden Serie erwähnt wurde. In Schnitt 204, Fig. 27, entwickelt der Muskel seine Endsehne. Die Paukenhöhle ist stark verkleinert, sie nähert sich ihrem aboralen Ende. Auch hier hat der Muskel keine Beziehungen zur Labyrinthkapsel.

Embryo g.

(Figur 28, 29, 30, 31, 32, Taf. IX.)

Scheitel-Steisslänge 53 mm. Die Augenlider bedecken den Bulbus und sind verklebt. Es besteht eine nur strichförmige Andeutung der Lidverklebungsstelle. Der Kopf des Embryo wurde acht Tage in 5 % Salpetersäure entkalkt und in Celloidin eingebettet. Färbung mit Hämalaun und Kongorot. Schnittdicke 0,025 mm.

Ein besonders bemerkenswerter Fortschritt in der Entwicklung dieser Altersstufe beruht in der Bildung des Gaumensegels, wodurch eine deutlichere Trennung der Mundhöhle von dem Nasen-Rachenraum herbeigeführt wird, als bei den vorhergehenden Embryonen.

Die Beschreibung der Serie beginnt mit dem Schnitt 159, Fig. 28, Taf. IX. Der Schnitt fällt dicht vor die Basis der Uvula bifida und verläuft nach abwärts in den Kehlkopf hinein. Die Verknöcherung der Mandibula ist weit fortgeschritten. Medial liegt ihr der Meckel'sche Knorpel an. Medial von diesem, am Unterkiefer sich anheftend, ist in grosser Ausdehnung Kaumuskulatur angeschnitten, deren Fasern konvergierend einem Knorpel zustreben, welcher schon in Figur 23 (Embryo von 30 mm Länge) vorhanden und dort mit P. pt. bezeichnet ist. Neu aufgetreten ist hier der mit H. pt. bezeichnete, in der Verknöcherung begriffene Knorpel. Er ist aus der auf Seite 166 erwähnten dichteren Häufung von Blastemzellen zwischen dem Musculus tensor veli palatini und der Mundhöhle hervorgegangen und dem Hamulus pterygoideus resp. dem Pterygoid beim Menschen gleichzusetzen ist. Dieses Pterygoid, welches hier in der embryonalen Form schon gross und plump erscheint, bildet auch beim erwachsenen Tier einen sehr voluminösen Hamulus. Um sein unteres Ende herum lässt der Musculus tensor veli palatini seine Endsehne in das Velum ausstrahlen. Wenn man die vorhergehenden, also mehr oralwärts liegenden Schnitte durchmustert, so zeigt sich, dass der Musculus tensor veli palat. sich mehr von der Kaumuskulatur getrennt hat, als dies in den jüngeren Stadien der Fall war. Die Mundhöhle und die Nasen-Rachenhöhle sind getrennt, weil das Gaumensegel sich von einem Processus pterygo-palatinus bis zum anderen ausspannt. Im weiteren Verlauf nimmt der Muskelbauch des Tensor veli palatini eine mehr rundlich-dicke Querschnittsform an, der Pterygoidfortsatz verschwindet und an der äusseren oberen Ecke der Nasen-Rachenhöhle beginnt sich der tubo-tympanale Spalt abzuzweigen (Schnitt 168).

In Schnitt 175, Fig. 29, Taf. IX ist der Musculus tensor veli palatini, dessen Querschnitt hier dreiseitig ist, von einer dichteren Bindegewebshülle umgeben. Ihm sehr nahe liegt das Ganglion oticum. P. ist der Anfang des tubo-tympanalen Spalts. Die vereinzelten Muskelfasern bei l. v. p. gehören dem Musculus levator veli palatini an.

In Schnitt 179 trennt sich das Lumen des tubo-tympanalen Spalts vom Rachen. Der Querschnitt des Tensor veli palat. wird kleiner und verliert sich allmählich in dem ihn umgebenden

Bindegewebe (Bi), welches den tubo-tympanalen Spalt als dicke Schicht begleitet. Dieser Bezirk entspricht dem früher mit Bl. bezeichneten Komplex von dichterem Blastem. Er ist nunmehr aus dem blastematösen Stadium heraus zu Bindegewebe entwickelt. Wo der bis dahin längliche, schmale Spalt im Querschnitt eine grössere Weite bekommt, wie in Fig. 30 ersichtlich, da lagert sich das mit dem Muskel in inniger Verbindung stehende Bindegewebe auf das Dach des Lumens (Bi. in Fig. 30, Schnitt 185).

Der Knochenkern (Kn) lateral und nach unten vom Lumen des tubo-tympanalen Spaltes gehört einer Knochenspange an, welche, nach hinten offen, den hier auftretenden äusseren Gehörgang umgibt (Os tympanicum).

In der Folge vergrössert sich der Querschnitt durch den tubo-tympanalen Spalt resp. die Paukenhöhle. In Schnitt 193 tritt der äussere Gehörgang als spaltförmiges Lumen auf, dicht benachbart der Paukenhöhle. Darin ist ein bedeutender Fortschritt zu sehen gegenüber dem vorhergehenden Stadium: durch Schrumpfung der dicken Gewebsschicht zwischen Pauke und Gehörgang (vergl. Fig. 25) nähert sich die Trommelfellanlage der definitiven Form.

In Schnitt 195 wird der vordere Pol der Labyrinthkapsel angeschnitten. Die obere, hakenförmige, medial umgebogene Ecke des Paukenlumens, wie sie in Figur 31 sichtbar ist, reicht mitsamt ihrem bindegewebigen Dach (Bi) schon in diesem Schnitt bis an das Perichondrium der Labyrinthkapsel heran.

Der Meckel'sche Knorpel nähert sich dem Paukenlumen. In Schnitt 206, Figur 31, Tafel IX zeigt sich folgendes Bild: Das grosse Lumen der Paukenhöhle zeigt im Querschnitt Sichelform mit stark nach innen abgebogener Spitze. Diese obere Spitze ist von einem derben Bindegewebszug überlagert (Bi), welcher sich an den Labyrinthknorpel ansetzt. Der Meckel'sche Knorpel liegt sehr nahe dem Paukenlumen. An seiner medialen Seite umgreift ihn ein flacher, im Durchschnitt sehr schmaler Belegknochen. Der unter dem Meckel'schen Knorpel liegende, hakenförmig gebogene Knochen (k) gehört ebenso, wie k' der vorher erwähnten, den Gehörgang umgebenden Knochenspange (Kn) an, deren orale Peripherie bei Kn in Figur 30 angeschnitten ist. Zwischen dem schmalen Gehörgangslumen und der Paukenhöhle besteht eine nur sehr dünne Gewebsschicht: das Trommelfell.

In dem Bindegewebe (Bi) sind die am weitesten oralwärts reichenden Fasern des Musculus tensor tympani verfilzt. In rascher Folge wächst in den nächsten Schnitten der Querschnitt durch den Muskelbauch des Musc. tens. tymp. Dort, wo in Figur 31 die Schleife von Bi bis an die Labyrinthkapsel reicht, entspringen auch in den ferneren Schnitten Muskelfasern vom Perichondrium.

In Schnitt 211 wird durch einen von der oberen äusseren Ecke der (in Fig. 31 sechseckigen) Labyrinthkapsel ausgehenden Knorpelfortsatz eine Nische für den Muskelbauch geschaffen, ganz im Gegensatz zu dem Stadium von 30 mm Länge (Vergl. Fig 27) Im Trommelfell ist jetzt der Hammergriff sichtbar. Der Meckel'sche Knorpel wird zur Hammerbildung umgebogen. Der Zusammenhang der Muskelfasern mit der Labyrinthwand resp. ihrem Perichondrium wird wieder lockerer, sodass sich eine hellere Zone von Bindegewebe zwischen Muskelbauch und Knorpelwand einschiebt. Erst dort, wo die Muskelfasern hammerwärts umbiegen, findet sich wieder eine feste Anheftung. Dies ist besonders deutlich in Schnitt 226, Figur 32. Die Muskelfasern streben dem Hammerhalse zu. Zwischen dem Hammerkopf und dem Muskelbauch besteht eine Verbindung durch Bindegewebsfasern, welche auch beim vorhergehenden Stadium erwähnt wurde und nicht mit der Insertion verwechselt werden darf. Der Musculus tens. tymp. liegt in einer Nische eingebettet, deren Knorpelwand sich lateralwärts fortsetzt und ein dicht über den Hammerkopf hinziehendes Dach sämtlicher Mittelohrgebilde darstellt. Das Lumen der Paukenhöhle ist verengt und schlingt sich um den Hammergriff herum, der tympanalwärts stark vorspringt. Der äussere Gehörgang reicht lateral vom Hammer hoch hinauf: sein Lumen ist epithelial verklebt. Im Schnitt 235 ist der Ansatz der Sehne am Hammerhalse erreicht.

III. Zusammenfassende Beschreibung der einzelnen Stadien.

1) Embryo von 10,5 mm Länge.

Vorhanden ist weder ein Musculus tensor tympani, noch eine als solche zu erkennende Anlage des Muskels. Die Kiemenbogen bestehen aus gleichmässig dichtem Blastem (A und B in

Fig. 1); sie schliessen die erste Schlundtasche zwischen sich und zeigen auch da, wo sich die Schnitte der hintersten Ecke der Tasche nähern (Fig. 2) keine Differenzierung. Noch mehr aboralwärts, wenn kein Schlundtaschenlumen mehr vorhanden ist, geht das Blastem der beiden Bogen ineinander über, und bildet dann eine relativ dünne Schicht zwischen Ektoderm und primitiver Vena jugularis. Wenn man will, so kann man auch das Blastem in der Umgebung des Labyrinthbläschens übereinstimmend mit Broman in Zusammenhang mit dem Kiemenbogenblastem erklären. Es ist aber infolge der gleichmässigen Struktur des Blastems nicht möglich zu sagen, wozu die einzelnen Abschnitte desselben sich entwickeln. Die Kaumuskulatur, der Unterkiefer, der Meckel'sche Knorpel, die Gehörknöchelchen, der Reichert-sche Knorpel, sie alle stecken in dem Blastem der beiden Visceralbogen.

2) Embryo von 14 mm Länge.

Im Bereich derjenigen Abschnitte der ersten Schlundtasche, welche die Paukenhöhle bilden, sind die beiden ersten Visceralbogen von einem dichten, ganz gleichmässigen Blastem gebildet, in dem noch keine Organanlagen abzugrenzen sind. In Fig. 3 ist der erste Anschnitt der ersten Schlundtasche (R) viel weiter von der ersten Kiemenfurche (I^a) entfernt, als in den anderen Figuren, welche mehr aboralwärts gelegenen Schnitten zugehören. Aboral von der hintersten Ecke der ersten Schlundtasche, also aboral von Fig. 6 findet dann wieder ein Zusammenfliessen der beiden Bezirke statt, indem nicht nur die Schlundtasche schwindet, sondern auch die Kiemenfurche verstreicht.

Während, wie bemerkt, in der Paukenhöhlenregion keine Organanlagen zu bemerken sind, ist das Blastem mehr oralwärts (Fig. 3) schon in Bezirke gesondert. Es zeigt sich hier zum erstenmal, was durch alle Serien hindurch zu verfolgen ist, dass die Entwicklung der Organe im Bereich der ersten Schlundtasche oralwärts weiter fortgeschritten ist, als aboralwärts, dass also die Ausbildung der Organe oral-aboral fortschreitet. Diese beginnende Differenzierung zeigt sich allerdings nur darin, dass die Färbung des Blastems infolge dichterer Anordnung der Zellkerne fleckenweise stärker ist. Sie lässt noch keine Deutung zu.

3. Embryo von 15,25 mm Länge.

Wie schon bei Beschreibung der Serien bemerkt, bedeutet der Embryo von 15.25 mm Länge einen grossen Fortschritt gegen das vorhergehende Stadium. Aus dem Kiemenbogenblastem beginnen sich jetzt die Organe gruppenweise auszulösen.

In diesem Stadium ist durch die fortgeschrittene Entwicklung des Vorderkopfes die Möglichkeit benommen, vom Kiemen*bogen* zu sprechen. In den oralwärts gelegenen Schnitten, z. B. in Fig. 7 gehört die Umgebung der Mundspalte ausschliesslich zum Bezirk des ersten Visceralbogens; ebenso ist es in Fig. 8. In beiden Figuren ist demgemäss der Reichert'sche Knorpel nicht enthalten. Erst dort, wo sich vom Lumen der Mundrachenhöhle der tubo-tympanale Spalt. resp. die Paukenhöhle ablöst, kommt eine Trennung der hier einander nähergerückten Kiemenbogenbezirke zustande und zwar von aussen durch die erste Kiemenfurche, repräsentiert durch den primitiven äusseren Gehörgang, und von innen her durch die Ausbildung des tubotympanalen Spalts. Der engste Isthmus in den Figuren 9 und 10 bezeichnet ungefähr die Trennungslinie. Aus dem Blastemrohr, welches jeder Kiemenbogen im primitivsten Zustande darstellt, hat sich der Meckel'sche und der Reichert'sche Knorpel soweit herangebildet, dass man ihren Verlauf erkennen kann. Beide sind indessen noch nicht knorplig und streckenweise in ihrer Gewebsstruktur verschieden. Ganz oralwärts, nahe der Kommissur der Lippenspalte markiert nur ein dichterer Zellhaufe den Meckel'schen Knorpel. Schreitet man aboralwärts fort, so werden durch Zunahme des schwächer gefärbten Protoplasmas die Umrisse deutlicher. Ganz weit aboralwärts dagegen, dort wo sich der Meckel'sche Knorpel in den Hammer auflöst, verschwindet dieser Strukturunterschied und der Mandibularbogen geht in dem Blastem auf, welches auch den Hammer und den Hammermuskel enthält (Fig. 10). An der Stelle deutlichster Vorknorpelstruktur des Meckel'schen Knorpels, also da, wo er am weitesten entwickelt ist, ist auch aus dem Blastem des ersten Visceralbogens heraus die Kaumuskulatur angelegt (Fig. 8). Medial vom Knorpel liegen dorso-ventral gerichtete Fasern, welche mikroskopisch noch nicht als quergestreifte Muskelfasern zu erkennen sind.

Diese Faserbildung begleitet den Meckel'schen Knorpel durch etwa 15 Schnitte. Knorpel und Kaumuskelanlage stecken noch in einem dichtem Blastemmantel, der nun. immer dem Rachen- und später dem Paukenlumen anliegend, nach hinten verläuft. Dieser Mantel ist der noch nicht zu Geweben differenzierte Rest vom Blastemschlauch des ersten Visceralbogens. In Figur 10, wo der Meckel'sche Knorpel in seinem umgebenden Blastem aufgelöst ist, hat letzteres in etwa hammerähnliche Konturen angenommen. Das dem oberen Teil des Paukenlumens anliegende Blastem ist die Anlage des Musculus tensor tympani. Durch das Paukenhöhlenlumen ist dieselbe von der Labyrinthkapsel geschieden.

Aboralwärts nähern sich die Bezirke des Meckel'schen Knorpels und des Reichert'schen Knorpels einander und vereinigen sich schliesslich (Fig. 11). Der lange Ambossschenkel, der Steigbügel und der Reichert'sche Knorpel treffen sich in einem Punkt.

4) Embryo von 20,5 mm Länge.

Vor dem oralwärts gelegenen Bezirk des ersten Visceralbogens ist rings um den aus hyalinem Knorpel bestehenden Meckel'schen Knorpel deutlich faserige Kaumuskulatur gelagert. In den Schnitten, welche der Figur 12 voraufgehen, ist auch medial und etwas unterhalb des Mandibularbogenquerschnitts ein grösserer Muskelbezirk zu finden. Zwischen dem Meckel-schen Knorpel und der Kaumuskulatur einerseits und dem Lumen des tympanalen Raumes andererseits liegt das noch nicht zur Organbildung verbrauchte Blastem des ersten Kiemenbogens (Bl. in Fig. 12). In ihm ist ein kleinerer Bezirk, wo die Zellen zu einem runden lockeren Haufen geballt sind, durch die Schnitte 128 bis ca. 160 zu verfolgen: es ist die Anlage des Musculus tensor veli palatini Bei Betrachtung der Figuren 13, 14 und 15 ist dann unschwer zu verfolgen, wie der Blastembezirk Bl. zwischen dem Meckel'schen Knorpel und der Paukenhöhle nach hinten zieht, wie er durch die Annäherung des Paukenlumens an den Mandibularbogen eingeengt wird und wie sich aus ihm weit aboralwärts die ersten Elemente des Musculus tensor tympani auslösen (T. t. in Fig. 15). Es sind dies noch keine Muskelfasern, aber man erkennt in der Sonderung der Blastem-

zellen zu einem rundlichen Bezirk, in ihrer stärkeren Färbbarkeit und in der angedeuteten Anordnung in Reihen, die von oben innen nach unten aussen verlaufen, die Anlage des Muskels, der in dem folgendem Stadium mit Sicherheit an dieser Stelle nachzuweisen ist. Die Muskelanlage ist zum Teil durch den Paukenspalt von der Labyrinthkapsel getrennt, ragt aber etwas über deren oberes Ende hinaus und ist hier vom Labyrinth durch eine breite Zone indifferenten Bindegewebes geschieden.

Die Gehörknöchelchen, deren Konturen sich recht deutlich schon markieren, bestehen aus Zellen, deren Protoplasma neben dem Kern sichtbar ist (Vorknorpel). Der Meckel'sche und der Reichert'sche Knorpel, welche im Anfang, wie oben bemerkt, hyalinen Knorpel aufweisen, verlieren mit Annäherung an ihre aborale Vereinigung, d. h. bei Übergang in die Gehörknöchelchen diesen Charakter. Dort, wo Ambossschenkel, Steigbügel und Reichert'scher Knorpel (Hyoidbogen) zusammentreffen (Fig. 16), ist der Zustand der genannten Gebilde am primitivsten.

5) Embryo von 25 mm Länge.

In der Umgebung des aus hyalinem Knorpel bestehenden Mandibularbogens ist in diesem Stadium oralwärts die Kaumuskulatur sehr weit fortgeschritten und umgibt in Fig. 17 den als solchen erkennbaren Durchschnitt durch den bindegewebig angelegten Unterkiefer, dessen umgekehrt S-förmige Gestalt charakteristisch ist. Von der Kaumuskulatur löst sich deutlich der Musculus tensor veli palatini ab, der seine Fortsetzung in einem Blastemstrang findet, welcher zwischen dem Meckel'schen Knorpel und dem Lumen des tubo-tympanalen Spaltes aboralwärts verläuft. In der Kontinuität dieses Blastems tritt der Musculus tensor tympani auf. Das Lumen des tubo-tympanalen Spaltes, resp. der Paukenhöhle, hat in diesem Stadium eine sehr starke Neigung gegen die Horizontale und reicht mit dem einen Schenkel des T so wenig nach oben, dass eine Trennung des Tensorbauches von der Labyrinthkapsel nicht mehr durch dasselbe erzielt wird. Nur eine helle Schicht von Mesoderm zwischen Muskel und Labyrinthkapsel lässt erkennen, dass eine Insertion an letzterer noch nicht besteht. Wo der Meckel'sche Knorpel in den Hammer umbiegt (Fig. 20), ist schon ein relativ grosser runder Bezirk als muskulös anzusehen. Die Grenzen gegen die

Nachbarschaft sind indessen noch wenig scharf. Noch weiter aboralwärts tritt die muskuläre Struktur deutlicher in Erscheinung (Fig. 21). Durch die Umbiegung der Fasern aus oral-aboraler Richtung in medio-laterale, resp. dorso-ventrale, sind die Fasern ungefähr im Längsschnitt getroffen. Aber auch gegen die Umgebung ist der Muskel hier viel schärfer abgesetzt, als in den oralwärts liegenden Schnitten, sodass man hier die am weitesten entwickelte Partie des Tensor tympani zu suchen hat. Auch hier besteht keine Anheftung des Muskels an die Labyrinthkapsel. Querstreifung ist an den Muskelelementen nicht nachzuweisen.

In der Struktur der Gehörknöchelchen besteht auch in diesem Stadium das Gesetz, dass die Entwicklung um so rückständiger ist, je mehr wir uns der Vereinigung vom Meckelschen und Reichert'schen Knorpel nähern. Während in Fig. 20 noch ein hyaliner Knorpel mit Zellkapseln und reichlicher interzellularsubstanz zu sehen war, bestehen hier die eigentlichen Ossicula aus Vorknorpel.

6) Embryo von 30 mm Länge.

Entlang der Seitenwand des Rachens und in sehr spitzem Winkel mit der medial vom Unterkiefer gelegenen Kaumuskulatur nach aboralwärts divergierend verläuft der Musculus tensor veli palatini. In Fig. 22 ist er an seinem Beginn angeschnitten, in Fig. 23 in seinem weiteren Verlauf, wobei seine Volumzunahme deutlich ist. In Fig. 24 ist sein Ende noch enthalten. Wie aus letzterer Figur ersichtlich, endigt er in einem dichteren Bindegewebskomplex, welcher hart an dem tubo-tympanalen Spalt liegt (Bl). Dieses Bindegewebe ist hervorgegangen aus dem Blastem Bl der vorhergehenden Serie, aber sein Charakter ist jetzt mehr bindegewebig als blastematös. Die Zellkerne sind spindelförmig, und es besteht Faserbildung

Weiter aboralwärts geht der Muskel ohne scharfe Grenze in dieses Bindegewebe über. Dieses selbst verdichtet sich noch mehr, wird dabei räumlich etwas mehr eingeengt und dadurch schärfer von seiner Nachbarschaft getrennt und späterhin (Fig. 25) von dem Paukenhöhlenlumen umfasst. Ähnlich, wie der Musculus tensor veli palatini in dieses Bindegewebe hinein ausläuft, treten auch die ersten sichtbaren Elemente des Musculus tensor tympani in der Kontinuität derselben auf. Da die Fasern hier im Quer-

schnitt getroffen sind, so ist ihr erster Beginn sehr schwer festzustellen. Deutlich als solche zu erkennen sind sie in Fig. 26, wo der vordere Pol der Labyrinthkapsel angeschnitten ist. Das orale Ende des Muskels ist demgemäss zugespitzt und von der Labyrinthkapsel durch den medialen Schenkel des T-förmigen Paukenlumens getrennt. Mehr aboralwärts, wo der Muskelquerschnitt grösser und runder wird, (ähnlich wie in Fig. 20), schiebt sich das Paukenlumen nicht mehr so hoch nach oben, aber es wird eine Trennung des Muskels von der Schneckenkapsel durch Zwischenlagerung hellen indifferenten Bindegewebes erzielt, welches auch noch in Fig. 27, wo die Umbiegung des Muskels und die Insertion am Hammer statt hat, zu sehen ist. Der Muskel hat also in diesem Stadium noch keine Beziehungen zum Felsenbein.

Der Meckel'sche Knorpel und der Reichert'sche Knorpel, sowie der Hammerkörper bestehen aus fertigem hyalinem Knorpel. Der Hammergriff ist vorknorplig und zwar am wenigsten fortgeschritten an seinem distalen Ende. Die Gelenkfläche zwischen Hammer und Amboss ist deutlich ausgeprägt, weil sie auf einem niedrigeren blastematösem Zustand stehen geblieben ist. Der Amboss und der Steigbügel bestehen aus Vorknorpel und zwar ist ihre Struktur dem Blastem umsomehr nahestehend, je weiter aboralwärts die Teile liegen.

7) Embryo von 53 mm Länge.

Der Musculus tensor veli palatini ist völlig von der Kaumuskulatur getrennt und hat oralwärts seine definitive Verwendung gefunden: er schlingt sich um den Flügelfortsatz des Keilbeines herum und strahlt in das Gaumensegel aus (Fig. 28). Aboralwärts ist sein Querschnitt dicker, etwa dreiseitig und von einer bindegewebigen Scheide umgeben (Fig. 29). Er läuft aus in einem straffen, soliden und gegen seine Nachbarschaft scharf abgesetzten Bindegewebszug, Bi in Fig. 30, welcher über dem Lumen des tubo-tympanalen Raumes liegt. In der Kontinuität dieses Bindegewebes treten die Fasern des Musculus tensor tympani auf. Dort, wo die ersten Muskelfasern sichtbar sind, reicht sowohl der Bindegewebsstreifen, als auch der Muskel bis an die Labyrinthkapsel, an der sich beide anheften. Wo der Muskelbauch im Querschnitt dicker und rundlich wird, ist wieder eine

Schicht indifferenten Gewebes zwischen ihm und dem Knorpel eingelagert. Eine zweite Stelle, wo der Muskel an der Labyrinthkapsel ansetzt, ist dann an der Umbiegungsstelle der Fasern hammerwärts zu finden (Fig 32). Ebenda ist der Muskelbauch durch eine Zone festeren Bindegewebes auch mit dem Hammerkopf in Verbindung. Der Muskel liegt in eine Nische der lateralen Labyrinthwand eingebettet, welche dadurch entstand, dass sich nach lateralwärts ein dachartiger Vorsprung von der Labyrinthkapsel her erstreckt, der bis über den Hammer reicht.

Die Gehörknöchelchen, sowie der Meckel'sche und der Reichert'sche Knorpel bestehen bei diesem Embryo aus fertigem hyalinem Knorpel.

IV. Die fertige Form.

a) Die Knochen.

Die osteologischen Verhältnisse am Schläfenbein und Mittelohr des Schweines sollen hier nur so weit besprochen werden, als zum Verständnis der Topographie notwendig ist

An der Bildung der Paukenhöhle partizipiert die Pars squamosa, die Pars tympanica und die Pars petrosa des Schläfenbeins. Die beiden ersten Komponenten sind in fester Verbindung miteinander, während die kleine Pars petrosa nur sehr locker mit dem Gros des Schläfenbeines verbunden ist. Die Squama temporalis ist relativ kleiner, während der von der Aussenseite der Pars squamosa ossis temp. entspringende Jochfortsatz von ausserordentlicher Mächtigkeit ist. Entlang dem hinteren Rande seiner breiten Basis verläuft der sehr lange und enge knöcherne Gehörgang steil von oben aussen nach unten innen. Die obere Gehörgangswand — bei dem steilen Verlauf auch die mediale zu nennen — ist bedeutend kürzer, als die untere und zeigt nahe dem Trommelfellfalz einen Ausschnitt von beträchtlicher Grösse, sodass hier am Weichteilpräparat nur eine häutige Wand des Gehörganges vorhanden ist.

Die Trommelfellebene bildet mit letzterer einen nahezu 180^0 grossen Winkel, und dementsprechend geht die obere Gehörgangswand fast ohne Abknickung in das Trommelfell über.

Die Pars tympanica ossis temporalis ist zu einer grossen Bulla ossea gestaltet. Ihr längster Durchmesser verläuft in der Richtung des äusseren Gehörgangs nach unten, vorne und innen.

Die Gestallt der Bulla ossea ist länglich oval. Am unteren Ende entsendet die Bulla zwei Fortsätze, einen Processus spinosus bullae ant. und einen Proc. sp b posterior. Ersterer ist spitz, letzterer stumpf und rundlich.

An der Bulla ist eine laterale und eine mediale Wand zu unterscheiden. Die laterale Wand legt sich nach oben mit zwei Zipfeln an die Unterfläche des Jochfortsatzes. Die hintere obere Ecke derselben wird von dem mit der Squama verschmolzenen Gehörgang verdeckt. Dort, wo der vordere Zipfel des Processus squamosus mit der lateralen Bullawand verwächst, beginnt auf letzterer eine Knochenleiste, die Crista bullae externa, welche in den Processus bullae spinosus post. übergeht. Hinter der Crista bullae ext. liegt die Furche, welche das Zungenbein aufnimmt — Sulcus styloideus. Nach oben hin wird diese Furche von einem mit dem Gehörgang verschmolzenen Fortsatz der Squama zu einem Kanal abgeschlossen, dessen äussere Mündung Foramen stylomastoideum genannt sei.

Die mediale Bullawand zeigt an ihrer vorderen oberen Ecke den breiten Sulcus tubarius, welcher nach vorne und hinten von zwei Knochenleisten begrenzt wird. Der Zugang zur Bulla findet von oben her statt, durch das Foramen bullae magnum. Die Circumferenz des Foramen magnum ist an zwei Stellen unterbrochen. Einmal da wo die Tube, zweitens da, wo der Gehörgang in die Paukenhöhle mündet.

Das Innere der Bulla ossea wird nur zum kleinsten Teil zur Bildung der Paukenhöhle verwandt. Grösstenteils besteht sie aus einem ganz engmaschigen, einer Honigwabe vergleichbaren System von Knochenzellen mit papierdünnen Wänden. Der Abschluss der Paukenhöhle erfolgt dadurch, dass sich das Os petrosum auf die Vereinigungsstelle von Gehörgang, Bulla und Tuba legt.

Die Pars petrosa des Schweines ist ein unverhältnismässig kleiner Knochen von der Form eines Keils, welcher eine Grundfläche und vier Seiten aufweist: zwei der letzteren sind schmal und klein und dreiseitig, zwei grösser und vierseitig.

Die Schneide des Keils sieht nach unten vorne, die Grundfläche nach hinten oben. Letztere sei Facies posterior ossis petrosi genannt. Von den vier Seiten des Keils sind die zwei breiten als Facies interna und externa, die schmalen als Facies superior und inferior zu bezeichnen.

Vom Innern des macerierten Schädels her ist nur die facies interna, sowie ein Teil der facies sup. und der f. inf. sichtbar. Der grössere Teil der beiden letzteren Flächen sowie die Grundfläche des Keils liegt in einer tiefen, von der squama gebildeten Nische.

Die Facies externa bildet die mediale Paukenhöhlenwand. Die Facies interna ist der Schädelhöhle zugewendet. Ungefähr in der Mitte der Facies interna (s. Fig. 36, Taf. IX) liegt der weite Meatus auditorius internus (M. a. i.), dessen Grund durch eine Crista falciformis (Cr. f.) in zwei Abteilungen zerlegt wird; eine vordere und eine hintere; die vordere lässt den weiten Eingang in den Canalis facialis und rückwärts von diesem ein Foramen nervinum erkennen. In Fig. 36 ist durch den Canalis Fallopiae bis zum Grunde dieser Abteilung des Meat. au. int. eine Sonde eingeführt. Die hintere Abteilung zeigt den Tractus spiralis foraminulentus und ein Foramen singulare.

An der Übergangsstelle von der Facies interna in die F. inferior liegen zwei Foramina hintereinander. Hinten die Apertura externa aquaed. vestibuli (a. v.) im Grunde eines Grübchens. Vorne die Ap. ext. aquaed. cochleae (a. c.) von der aus bei jungen Tieren ein Spalt die Facies inferior durchsetzt und bis ins Schneckenfenster zu verfolgen ist.

Das untere Ende der Facies inferior springt in Form einer Zacke über die Schneide des Felsenbeinkeils vor — Spina petrosa inferior (Sp. i.). — Dasselbe ist bei der Facies anterior der Fall — Spina petrosa superior (Sp. s.). — Die Facies anterior des Felsenbeins zeigt den weiten Hiatus canalis Fallopiae.

Die Facies superior ist sattelförmig gestaltet, indem lateraler und medialer Rand kammartig prominieren, und zwar der mediale stärker, als der laterale. Sie ist reich an foramina nutritia.

Die Facies externa (Fig. 35, Tafel IX) ist der Paukenhöhle zugekehrt und zerfällt in zwei Abschnitte; in einen unteren, welcher glatt und gewölbt ist, und in einem oberen, welcher die verschiedenen Öffnungen und Gruben trägt. Die Wölbung der unteren Abteilung ist das Promontorium (Pr.), welches durch eine seichte Furche in zwei Teile geschieden wird, deren jede einer Schneckenwindung entspricht.

Verfolgt man die seichte Trennungsfurche nach oben, so gelangt man in die Fenestra vestibuli s. ovalis (F. v.). Nach hinten und unten von dieser liegt die grosse Fenestra cochleae s rotunda (F. c.), deren Umrandung bei sehr jungen Tieren am hinteren Pol des Fensters nicht geschlossen, sondern durch eine Spalte getrennt ist.

Vor der Fenestra vestibuli liegt die tiefe Fossa muscularis maior (Fo. ma.) für den Muskelbauch des Musc. tensor tympani. Diese Grube ist länglich oval. Die längere Axe verläuft von hinten oben nach vorne unten. Die Grube erstreckt sich tief in den Knochen hinein, sodass ihr Zugang etwas kleiner ist, als die grösste Circumferenz der Grube in der Tiefe. Der Muskelbauch wird sich demgemäss ohne Gestaltsveränderung nicht aus seiner Grube herausziehen lassen.

Der Boden dieser Grube ist durchscheinend dünn und bildet die Scheidewand zwischen einem Teil des Canalis nervi facialis (C. f.) und der Paukenhöhle. Mit T ist in Fig. 35 der dem Tubenostium zunächst liegende Teil des Felsenbeins bezeichnet. Dicht über der Fenestra vestibuli liegt die Paukenhöhlenmündung des Facialkanals (C. f.) überdacht von einem Knochenblatt, welches den hier beginnenden Sulcus facialis zu einer tiefen, nach unten offenen Rinne abschliesst. Diese Rinne erfährt in ihrem Verlauf nach hinten eine Vertiefung — Fossa muscularis minor (Fo. mi.) — für den Muskelbauch des Musc. stapedius. Das erwähnte Knochenblatt verwächst mit dem Bullarand.

Hier ist die einzige Stelle, an der knöcherne Verbindung zwischen dem Os petrosum und dem übrigen Os temporale besteht. Unterhalb der Fossa muscularis minor setzt sich der Sulcus n. facialis auf einem spitzem Knochenfortsatz fort, welcher teils von dem oberen Rande der Fenestra cochleae, teils von der Facies posterior ossis petrosi entspringt. Dieser Fortsatz ist der Processus styloideus (Pr. st.).

b) Die Weichteile.

Zur Präparation der Weichteile wird der Unterkiefer mit den Kaumuskeln und dem Inhalt der Orbita entfernt. Der Jochbogen wird an seinem Ansatz abgesägt, sodass man nach Entfernung des Zungenbeins die Aussenfläche von Gehörgang und

Bulla ossea in Angriff nehmen kann. Dann wird die laterale (beim Menschen untere) Wand des Gehörgangs und die laterale Wand der Bulla mit flachen Meisselschlägen abgetragen, sodass die Aussenfläche des Trommelfells sichtbar ist. Dasselbe liegt völlig in der Flucht der medialen (beim Menschen oberen) Gehörgangswand. Der obere Teil des Trommelfells geht in die häutige Auskleidung des knöchernen Gehörgangs über, welche hier keiner knöchernen Unterlage aufliegt, entsprechend dem vorher beschriebenen Ausschnitt am proximalen Ende der medialen (oberen) knöchernen Gehörgangswand. Wir haben es hier gewissermassen mit einer grossen Pars flaccida des Trommelfells zu tun. Diese Pars flaccida besteht aus zwei Blättern, deren äusseres mit dem Trommelfell, deren inneres mit der Schleimhaut der medialen Paukenhöhlenwand verschmilzt.

Um das Innere der Paukenhöhle zur Anschauung zu bringen, wird nun das Trommelfell mit seinem Falz abgetragen, unter Schonung des von hinten oben nach vorne unten verlaufenden Hammergriffs. Bei Abtragung des Trommelfellfalzes wird auch das enge Ostium tympanicum tubae eröffnet und es gelingt nun leicht, mit einer dünnen Sonde vom Ostium pharyngeum her durch die Tube in die Paukenhöhle einzudringen. Wenn auf dieser Sonde die laterale Tubenwand geschlitzt wird, so kann der Tubeneintritt in die Paukenhöhle genau beobahtet werden und es ergibt sich, dass die mediale Wand der knorpligen Tube zwei Fortsätze in die Paukenhöhle hineinerstreckt. Der obere, in der Skizze Fig 33, Taf. IX mit a bezeichnet, verläuft bis zur Fossa muscularis maior und hängt mit dem Musculus tensor tympani zusammen. Der andere (b) verläuft bogenförmig nach abwärts und legt sich in die Spalte zwischen Os petrosum und Bulla ossea, die er ausfüllt. An diesem teils knorpligen, teils bindegewebigen Streifen scheinen im späteren Leben Verknöcherungen einzutreten, denn ein von einem älteren Tier stammendes Präparat liess diese Verhältnisse nicht so deutlich erkennen, wie bei den 1½—2jährigen Schweinen, die in der Regel in den Schlachthäusern angebracht werden.

Am Übergang in den Fortsatz der Tube ist der Muskelbauch des Tensor tympani konisch verjüngt. Er verbreitert sich rasch und füllt die Muskelgrube aus. In ihr wird er nicht nur durch die vorher beschriebene Form der Grube festgehalten,

sondern auch durch die Schleimhaut der Paukenhöhle, die hier ziemlich dick ist. Diese Schleimhautdecke ist mit einem Zipfel am Hammerkopf befestigt

Die Muskelsehne geht nicht am äussersten aboralen Pol des Muskels, sondern etwas mehr oralwärts aus dem Muskelbauch hervor.

Ohne weitere Präparation scheint der Musculus tensor tympani eine sehr dicke Sehne zu haben. Bei näherer Betrachtung stellte sich indessen heraus. dass eine dicke Schleimhautfalte den Muskel- und Sehnenkonus einhüllt und zum Hammer hinzieht. Nach Abzug dieser Schleimhaut zeigt sich eine sehr dünne, kurze Endsehne, welche ziemlich unvermittelt aus dem stumpf-rundlichen Muskelkonus entspringt. Der Muskelkonus des Tensor und seine Endsehne teilt die Paukenhöhle in zwei Abschnitte. Der obere ist sehr klein und beherbergt die relativ sehr kleinen Gehörknöchelchen mit Ausnahme des Hammergriffs. Der Raum ist so beschränkt und die Zwischenräume zwischen den einzelnen Teilen der Knöchelchen sind so durch Schleimhautfalten eingenommen, dass am nicht macerierten Präparat ein genauer Einblick in die Verhältnisse nur schwer gewonnen werden kann. Eine Verlängerung der Pauke nach oben hin stellt die vorher bei Beschreibung des Gehörgangs genannte Schleimhaut-Kutisduplikatur dar. Die Skizze (Fig. 33, Taf. IX) zeigt diese Verhältnisse am Präparat einer linken Paukenhöhle. Mit t. v. p. ist der Musculus tensor veli palatini bezeichnet, der sich in die laterale Wand der knorpligen Tube verflechtet. o. t. ist die nach Incision der medialen unteren Tubenwand sichtbar gemachte Tubenstrecke nahe dem tympanalen Ostium. a und b sind die vorher genannten Fortsätze der Tube, welche das Promontorium (Pr) umziehen, und von denen der obere (a) bis an den Muskelbauch des Musculus tensor tympani reicht. Mit H ist der kurze Fortsatz des Hammers bezeichnet.

Nach unten von der Tensorsehne erweitert sich die Paukenhöhle. Der Boden dieses unteren Paukenhöhlenabschnittes enthält zahlreiche porenartige Öffnungen der kleinen Bullazellen. Die laterale Wand wird zum grössten Teil von der Pars tensa des Trommelfelles gebildet. Die vordere und hintere Wand weisen keine Besonderheiten auf. Sie gehen in den Boden der Trommelhöhle über. Die innere (mediale) Wand bildet das

Promontorium, auf dem ein relativ starker Nervus tympanicus verläuft.

Die Tubenmündung ist ausserordentlich enge. Es gelang auch nicht die dünnste Nummer eines Fischbein-Bougies für die menschliche Tube durchzuführen. Der Isthmus liegt im Ostium tympanicum. Die Einmündungsstelle befindet sich da, wo die vordere Wand in die obere übergeht, also in der vorderen oberen Ecke der Paukenhöhle. Das knöchern umrandete Ostium tympanicum tubae ist ringsherum lippenförmig gewulstet.

Die Tube des Schweins ist vom Ostium tympanicum bis zum Rand der hinteren Lefze des Ostium pharyngeum nicht ganz 4 cm lang. Der Tubenknorpel ist fast ebensolang, d. h. er reicht bis unmittelbar an das knöcherne Ostium tympanicum heran, liegt aber in seinem tympanalen Drittel innerhalb einer knöchernen Röhre. Es wiederholt sich das bei vielen Tieren zu beobachtende und vom Menschen abweichende Verhalten, dass der knöcherne Canalis tubarius einen Teil der knorpligen Tubenröhre birgt. Die Länge der knöchernen Tubenröhre ist je nach dem Alter des Tieres in engen Grenzen variabel. Tympanalwärts findet sich stets eine kurze, knöcherne Tube, weil hier der Sulcus tubarius vom Felsenbein zur Röhre geschlossen wird. Der Tubenknorpel hat in ganzer Ausdehnung denselben Querschnitt, er umgibt das spaltförmige, oben nach aussen umgebogene Lumen und ist dabei sehr stark umgerollt. Eine Trennung der medialen Platte von den eingerollten Haken, wie sie Rüdinger beschreibt, konnte ich beim erwachsenen Tier nicht finden.

An der lateralen Tubenwand inseriert der Musculus tensor veli palatini. Sein Bauch spitzt sich tubenwärts spindelförmig stark zu und lässt eine Endsehne entstehen, resp. die Ursprungsfasern von der Tube sehen aus wie eine Endsehne. Sie verschmilzen mit dem Faserknorpel der lateralen Tubenwand.

Einer gesonderten Besprechung bedarf die Nervenversorgung des Musculus tensor tympani. Der Muskelnerv entstammt dem Nervus trigeminus und verläuft vom Ganglion oticum mit der Tube zum Mittelohr. Er begleitet den in der Figur 33, Taf. IX, mit a bezeichneten Bindegewebsstreifen und tritt, an der Fossa muscularis maior angelangt, in diese ein, zwischen dem Muskelbauch und dem Grund der Grube gelagert. Die Eintrittsstelle

in den Muskelbauch liegt näher dem aboralen Ende des Muskels, als dem oralen, wie aus der Textfigur 3 hervorgeht. Das Präparat wurde nach der Nussbaum'schen Essigsäure-Osmiummethode folgendermassen hergestellt: Das zu untersuchende Gewebsstück wird vierundzwanzig bis achtundvierzig Stunden in 2 % Essigsäure gelegt. Dadurch wird das Bindegewebe aufgehellt und erweicht, sodass die Nervenfäden durch das glasige Gewebe durchscheinen und mit Nadel, Pincette und Messerchen in weiter Ausdehnung präpariert werden können. Nachdem auf diese Weise die gröberen Nervenverästelungen präpariert sind, wird das Präparat unter einer Glasschale Osmiumdämpfen ausgesetzt.



Fig. 3.

welche die Nerven schwärzen. Die weitere Präparation bis zu den feinsten, mit blossem Auge noch eben sichtbaren Ästchen wird dann unter Lupenbeobachtung weitergeführt. Nach Wässerung des Präparates und Einlegen in Glyzerin kann dasselbe sogar unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrösserung beobachtet werden, da sich die geschwärzten Nervenfasern von dem aufgehellten Gewebe gut abheben. Figur 3 ist nach dem mikroskopischen Bilde gezeichnet.

Die Umrisse des Muskelbauches sind nur angedeutet. Es ist die dem Boden der Muskelgrube anliegende Fläche des Muskels

gezeichnet. Das orale Ende des Muskels ist stumpf, das aborale etwas zugespitzt. Nahe dem letzteren, aber auf der anderen Seite des Bauches entspringt aus konischem Stumpf die Endsehne. n ist der Stamm des Nerven. Er gibt nahe dem oralen Muskelpol einen Zweig ab, welcher nicht in den Muskel eintritt und dessen Bedeutung nicht festgestellt werden konnte. Der Nerv verläuft dann weiter und verzweigt sich auf dem Muskel zu einer Nervenplatte, welche in Fig. 3 durch eine punktierte Linie umgrenzt ist. Von dieser Platte treten dann die Äste des Nervs in den Muskel und verzweigen sich hier in der Mehrzahl rückläufig, sodass die intramuskuläre Nervenstrecke in umgekehrter Richtung den Muskelbauch durchzieht, als die extramuskuläre Nervenstrecke den Muskelbauch begleitete. Besonders deutlich ist dies an den mit y und z bezeichneten intramuskulären Nervenverästelungen zu sehen.

V. Schlussfolgerungen.

Verlauf der Entwicklung.

In dem jüngsten Stadium von 10.5 mm Scheitel-Steisslänge bestehen die beiden ersten Kiemenbogen aus einem homogenen Blastem, in welchem Nerven und Gefässe verlaufen, Organanlagen anderer Art indess noch nicht zu differenzieren sind. Ähnlich ist es auch noch beim zweiten Stadium von 14 mm Scheitelsteisslänge. Stellenweise ballt sich hier zwar schon das Blastem zu dichteren Zellhaufen zusammen, besonders in den weit oralwärts gelegenen Partien des ersten Kiemenbogens, aber in dem Bezirk, aus welchem das Mittelohr und sein Inhalt hervorgeht, ist keine Spur einer Differenzierung zu sehen. Nicht nur wegen der fehlenden Strukturdifferenzierung, sondern auch wegen der starken Konzentration des Raumes ist eine Zurückführung des fertigen Organs (z. B. der Gehörknöchelchen) auf primitive Anlagen sehr schwer, wenn nicht unmöglich. Es wächst eben das mehreren Organen gemeinsame Blastem in die Länge aus, ehe Differenzierungen des Blastems erfolgt sind.

Dieses Auseinandergezogenwerden des Blastems der Kiemenbogen wird durch die Entwicklung des Verlaufs der **Chorda tympani** treffend illustriert (s. Fig. 34 I, II, III auf Taf. IX). In den jüngsten Stadien zieht die Chorda tympani vom Nervus

facialis abbiegend und steil nach oben innen verlaufend zur Zunge, ohne sich mit einem Ast des Nervus trigeminus zu vereinigen. Eine Beziehung zu irgend welchen Anlagen des Mittelohrgebildes besteht noch nicht. Die Vereinigung mit dem Nervus facialis erfolgt noch bei dem 14 mm langen Embryo (Fig. 6, Taf. VI), soweit oralwärts, dass in demselben Schnitt das Lumen der ersten Schlundtasche (I) noch in grösserer Ausdehnung angeschnitten und demnach von seinem aboralen, blinden Ende ziemlich weit entfernt ist. Der Nerv kann hier strenggenommen noch gar nicht Chorda tympani genannt werden und wurde daher in Fig. 4—6 mit n bezeichnet. Damit der Nerv seine definitive Lage erreicht, muss er mit fortschreitender Entwicklung schleifenartig aboralwärts ausgezogen werden, wie dies in Figur 34 schematisch dargestellt ist. Zum Teil wird die Schleifenbildung dadurch erzeugt, dass sich der erste und zweite Kiemenbogen, resp. der Meckel'sche und Reichert'sche Knorpel mit ihren oralen Enden voneinander entfernen, zum Teil muss durch Wachstum des Mittelohrblastems in aboraler Richtung der Nervenfaden mit seinem Mittelstück zurückgedrängt werden. Auf diese Weise wird der Abgang der Chorda vom Nervus facialis spitzwinklig, wie wir ihn beim älteren Embryo und erwachsenen Tier sehen; das zur Zunge verlaufende Ende der Chorda wird genötigt, sich entlang dem Meckel'schen Knorpel und dem ihn begleitenden Trigeminusast zu lagern.

Während sich der primitive, in Figur 34 I dargestellte Zustand in den Stadien 10,5 und 14 mm ziemlich gleichartig zeigt, geht die sprungweise Entwicklung über Figur 34 II zu dem in Figur 34 III skizzierten Verhalten zwischen Stadium 14 und 15,25 mm vor sich und zwar mit gleichzeitigem sprunghaftem Fortschreiten in der Differenzierung der Mittelohrgebilde (vergl. S. 157). Die Rolle, welche die Chorda hierbei spielt, möchte ich für eine passive halten. Auch kann ich mich schwer dazu verstehen, der Chorda eine Einwirkung auf die Gestaltung der Gehörknöchelchen zuzuschreiben.

Broman[1]) erteilt der Chorda die wichtige Aufgabe, das Manubrium des Hammers vom Crus longum incudis zu trennen, indem die gemeinsam nach unten auswachsenden Fortsätze des

[1]) l. c. S. 570.

Hammers resp. Ambosses an der vorher gebildeten Chorda sich teilen müssen. Die Annahme eines derartigen mechanischen Entwicklungszwangs dürfte aber der Berechtigung entbehren. Ebensogut wie im embryonalen Leben andere Nerven in Knochenkanäle eingeschlossen werden, könnte sich auch Hammergriff und Ambossfortsatz unter der Chorda tympani wieder vereinigen, wenn nicht ein in der Anlage ruhendes Bedürfnis zur typischen Gestaltung vorhanden wäre. Dass eine gegenseitige Beeinflussung der entsprechenden Mittelohrgebilde nicht besteht, scheint mir auch dadurch angedeutet zu sein, dass zwischen dem Verlauf der Chorda und der Sehne des Hammermuskels kein konstantes Verhältnis besteht. Beim Menschen verläuft die Chorda über, beim Schwein unter der Sehne des Musculus tensor tympani.

Ehe das Blastem des ersten Kiemenbogens Organanlagen differenziert, kann der Bezirk, aus welchem die Kaumuskulatur, der Meckel'sche Knorpel, der Hammer mit seinem Muskel und der Amboss hervorgehen, als eine rundliche, kurze Blastemsäule gedacht werden. Wie bemerkt, wächst zunächst diese Säule in oral-aboraler Richtung in die Länge, ehe Organe angelegt werden. Als zweite Entwicklungsstufe folgt dann die Differenzierung des Blastems zu Organanlagen und zwar schreitet diese zeitlich ebenfalls oral-aboral fort, sodass bei dem Individuum die oralwärts gelegenen Teile schon deutlich differenziert sein können, während aboral noch Blastemcharakter des Gewebes besteht.

Die dritte Entwicklungsstufe umfasst endlich die Ausbildung der an Ort und Stelle angelangten Organanlagen zur definitiven Form. Für diese Stufe lässt sich eine Wachstumsrichtung nur in jedem Einzelfalle feststellen.

Die Tatsache, dass in der zweiten Stufe die Entwicklung in oral-aboraler Richtung erfolgt, lässt sich besonders deutlich am Meckel'schen und Reichert'schen Knorpel verfolgen. Während nahe der Zunge resp. dem Kehlkopf schon knorplige Struktur zu beobachten ist, befindet sich bei demselben Embryo an der Vereinigungsstelle beider Knorpel, d. h. in den primitiven Gehörknöchelchen noch Blastemstruktur. Der Übergang von Knorpel in Blastem erfolgt dabei ganz allmählich.

Analog diesem Verhalten werden auch die oralen Muskeln früher differenziert, als die aboralen. Zunächst erscheint in der „Blastemsäule“, welche jetzt als Kern den Meckel'schen Knorpel enthält, die Kaumuskulatur. Die erste Andeutung findet sich bei dem Embryo von 15,75 mm Länge. (Figur 8, Tafel VI K.) Hier befinde ich mich in Übereinstimmung mit Reuter, welcher beim 13 mm Embryo noch keine, dagegen beim 16 mm Embryo eine Differenzierung vorfand. Es ist auffallend, dass in diesem Stadium die Augenmuskeln schon sehr weit entwickelt sind.

Zwischen der Kaumuskelanlage und dem Mundlumen in Figur 8 liegt der Blastembezirk Bl. Er ist in Figur 8 von dem Meckel'schen Knorpel histologisch scharf zu trennen; je mehr man aboral fortschreitet, umsomehr fliesst der Meckel'sche Knorpel mit ihm zusammen, sodass schliesslich (Figur 10) ein etwa plump T förmiger Querschnitt durch das homogene Blastem zustande kommt. In ihm hebt sich die Chorda tympani als heller Punkt nahe dem Lumen des tubo-tympanalen Spaltes ab. Man darf jetzt den medialen Teil des Querbalken des T als die an ihrem definitiven Platz angelangte Anlage des **Musculus tensor tympani** betrachten. Bemerkenswert ist erstens, die innige Verwandtschaft zum Hammer resp. zu seiner Anlage — beide bilden einen untrennbaren Blastemhaufen — und zweitens die Scheidung der Muskelanlage vom Labyrinth. Zwischen die mit L bezeichnete Labyrinthkapsel und das Blastem schiebt sich das Lumen des tubo-tympanalen Spaltes P.

Je älter ein Embryo ist, um so undeutlicher wird die Zusammengehörigkeit der Muskelanlage mit der Kaumuskulatur. Das liegt zum Teil an dem Auseinanderwachsen der beiden Bezirke, zum Teil auch an der Ausbildung der ersten Schlundfurche zum tubo-tympanalen Spalt, durch dessen komplizierten Bau verbunden mit seiner Annäherung an die Gehörsgrube, resp. den Gehörgang eine immer deutlicher werdende Abschnürung erzielt wird. Die erste Differenzierung der Muskelanlage zum Muskel findet sich beim Embryo von 20,5 mm Scheitel-Steisslänge (Figur 15). Aus der Betrachtung dieser Figur ergiebt sich, dass in derselben Frontalebene schon die Umbiegung resp. der Übergang des Meckelschen Knorpels in den Hammer stattgefunden hat. Es sind demgemäss die am weitesten aboralwärts gelegenen

Teile der Anlage, in denen zuerst „Bildungszellen“ auftreten. Die unteren (ventralen) Partien dieses in Figur 15 mit T. t. bezeichneten Bezirks sind noch durch das Lumen des tubo-tympanalen Spaltes vom Labyrinth getrennt, indessen zeigt sich schon eine Reduktion des Lumens im Vergleich zu Figur 10. Aber auch die obere Hälfte des Muskelbezirks T. t. wird durch eine breite Schicht indifferenten Mesoderms von der Labyrinthkapsel geschieden, sodass Beziehungen des Muskels zum Felsenbein noch gar nicht vorhanden sind.

Der Musculus tensor tympani bildet jetzt das aborale Ende der Blastemsäule, deren orales Ende die Kaumuskulatur hat entstehen lassen. In dieser Blastemsäule befindet sich bei dem Embryo von 20,5 mm Länge noch eine Muskelanlage. In Figur 12 ist sie mit t. v. p. bezeichnet und besteht aus einem rundlichen Bezirk von Zellen, deren Kerne etwas grösser und stärker gefärbt sind, als ihre Nachbarschaft. Es ist dies die erste Spur des Musculus tensor veli palatini. Sie verliert sich in dem Blastembezirk Bl. und bildet somit gewissermassen eine Verbindung der letzteren mit der Kaumuskulatur.

Die fernere Entwicklung unserer Blastemsäule lässt sich in den beiden folgenden Stadien von 25,5 resp. 30 mm Länge in folgenden Punkten präzisieren:

1) Ausbildung des Musculus tensor veli palatini in oral-aboraler Richtung.
2) Ausbildung des Musculus tensor tympani in ungekehrter, also aboral-oraler Richtung.
3) Reduzierung des beide verbindenden Blastems zu indifferentem Bindegewebe.

Die Entwicklung des Musculus tensor veli palatini wird durch die Figuren 17 und 18, resp. 22, 23 und 24 illustriert. An seinem oralen Ende ist der Querschnitt des Muskels länglich schmal. In seinem Verlauf wird er dicker und eckig, und an seinem aboralen Ende verdünnt sich der Muskelbauch wieder und verliert sich ganz allmählich in dem Blastem, resp. Bindegewebe Bl., Beziehungen zum Gaumensegel hat der Muskel noch nicht.

Der Musculus tensor tympani ist rasch gewachsen und stellt sich in Figur 20 (T. t.) als ziemlich grosser Querschnitt dar. Seine Grenzen gegen das umgebende Blastem sind noch

nicht sehr scharf. Aus der Durchsicht der Serie, besonders aus der Zahl der Schnitte, durch welche der Muskel zu verfolgen ist, ergibt sich, dass die Differenzierung vom aboralen Pol der Blastemsäule nach oralwärts fortgeschritten ist. Während in Figur 17 (Embryo von 20,5 mm Länge) nur dort, wo der Meckel'sche Knorpel zum Hammer umgebogen ist, Muskelbildungszellen vorhanden sind, ist in Figur 20 (Embryo von 25 mm Länge) schon ein ansehnlicher Bezirk als Muskel zu erkennen, wo der Meckel'sche Knorpel in die Biegung erst einzutreten beginnt.

Während also die Anlage des Musculus tensor tympani oral-aboralwärts gewandert ist, schreitet die Entwicklung der Anlage zum Muskel in umgekehrter Richtung fort.

Diese Wachstumsrichtung war nach dem Ausfall der Nussbaum'schen Untersuchung am Muskel des erwachsenen Tieres (S. 185) zu erwarten. Bekanntlich hat M. Nussbaum[1]) zuerst nachgewiesen, dass der Verlauf der extramuskulären Strecke eines Muskelnervs die Wanderung der Anlage anzeigt, während der intramuskuläre Verlauf des Nerven die Richtung der Ausbildung der Anlage zeigt. Ein Blick auf Textfig. 3, Seite 185 zeigt dementsprechend, dass die Eintrittstelle des Nerven nahe dem aboralen Muskelpol liegt, während eine rückläufige intramuskuläre Verzweigung des Muskelnervs stattfindet.

In diesem Stadium wird durch weitere Reduktion des tubotympanalen Spaltes in seiner Höhenrichtung die Annäherung des Muskels an die Labyrinthkapsel eingeleitet. Ursprungsfasern werden aber noch nicht von ihr bezogen.

Der Blastembezirk Bl wird reduziert. In der Nachbarschaft des Musculus tensor tympani schwindet das Blastemgewebe immer mehr, je deutlicher sich die Mittelohrgebilde differenzieren; es verwandelt sich eben das zur Organbildung nicht benutzte Blastem in indifferentes Bindegewebe. Ähnlich ist es auch in der Umgebung des Musculus tensor veli palatini; aber zwischen beiden Muskeln verdichtet sich das Blastem zu einem derberen Bindegewebsstrang, der von der ursprünglichen Zusammengehörigkeit beider Zeugnis ablegt.

[1]) M. Nussbaum: Nerv und Muskel. Dieses Archiv Bd. 47 und 52, sowie in Merkel-Bonnet: Ergebnisse. 1901. Bd. XI. S. 227.

Die weitere Entwicklung der beiden Muskeln im Stadium von 53 mm Länge umfasst als wichtigste Veränderungen einmal die Verbindung des Musculus tensor veli palatini mit dem Gaumensegel, und zweitens die Anheftung des Musculus tensor tympani an die Labyrinthkapsel.

Die Ausstrahlung des Tensor veli palatini in das Gaumensegel geht Hand in Hand mit der Ausbildung des Velums selbst. Während in den vorhergehenden Stadien der weiche Gaumen durch je eine Vorwölbung der seitlichen Rachenwand angedeutet ist, kann beim Embryo von 53 mm Länge zum erstenmale die Vereinigung der beiden Wülste zum Gaumensegel beobachtet werden (V in Fig. 28). Gleichzeitig ist der Hamulus processus pterygoidei gebildet (P. pt. in Fig. 28) und um sein unteres Ende herum strahlt der Muskel in das Velum aus. Er hat damit seine Beziehungen zur Kaumuskulatur aufgegeben. Der Rest des Blastems Bl bildet in dem aboralen Teil des Muskels eine bindegewebige Hülle um den im Querschnitt dreiseitig erscheinenden Muskelbauch (t. v. p. in Fig. 29).

Der Musculus tensor tympani gewinnt in diesem Stadium Beziehung zur Labyrinthkapsel, und zwar an zwei Stellen. Am oralen Pol seines Bauchs, dort, wo die ersten Muskelfasern im Verlauf des dichten Bindegewebes Bl auftreten, ist ein schleifenförmiger Bezirk von Fasern an das Perichondrium der Labyrinthkapsel angeheftet (T. t. in Fig. 31). Weiter aboralwärts liegt dann wieder eine Schicht hellen, indifferenten Bindegewebes zwischen Muskelbauch und Knorpel, und am aboralen Pol des Muskels, dort wo die Umbiegung nach dem Hammer hin erfolgt, ist wieder ein Bezirk in inniger Verbindung mit dem Felsenbein (Fig. 32). Die Anheftung des Musculus tensor tympani an das Os petrosum ist demgemäss ein sekundärer Vorgang und ein weiteres Anzeichen dafür, dass die Pflanzstätte der Anlage nicht am Felsenbein zu suchen ist.

Die Anhaftung des Muskels an das Felsenbein kommt nicht sowohl durch Anwachsen des Muskels an den Knorpel resp. Knochen, als vielmehr durch Umwachsen des Knorpels um den Muskel herum zustande. Besonders deutlich wird dies aus einem Vergleich von Fig. 27 und 32 ersichtlich. Durch dieses Umwachsenwerden wird schliesslich der Muskelbauch in eine Grube gelagert und von deren vorspringenden Rändern fixiert (Fo. ma.

in Fig. 35). Nur noch der in Fig. 33 mit a bezeichnete Bindegewebsstreifen stellt eine Verbindung des Muskelbauchs mit der Tuba her. Dieser Bindegewebszug und ein Teil der knorpligen Tubenwand, speziell des Tubendaches entspricht dem Blastem-, resp. Bindegewebszug Bl des embryonalen Zustandes.

Seinen Nerven bezieht der Musculus tensor tympani aus dem Ganglion oticum, wie bei Beschreibung der makroskopischen Anatomie gesagt wurde. Da das **Ganglion oticum** einen vom menschlichen abweichenden Bau hat und offenbar grosse Wandlungen durchmacht, so möge kurz auf seine Morphologie bei den beschriebenen Serien eingegangen werden.

Zunächst ist die Grösse des embryonalen Ganglions bemerkenswert. Dasselbe ist leicht zu verfolgen, da seine Zellen besonders intensiv gefärbt sind und sich so gegen das schwächer tingierte Ganglion Gasseri gut abheben. Wenn man das Ganglion oticum rekonstruiert, so ergibt sich, dass auch die Form eine bemerkenswerte ist. Der voluminöse Nervenknoten umgibt nämlich den aus dem Ganglion Gasseri austretenden Stamm des Nervus trigeminus und entsendet sowohl nach hinten, als nach vorn einen Fortsatz. Bei den Embryonen von 25, resp. 30 mm Länge, wo die grösste Entwicklung des Ganglions besteht, begleitet der orale Fortsatz desselben den Musculus tensor veli palatini nach vorne, während der aborale Fortsatz mit dem Musculus tensor tympani nach hinten verläuft. Späterhin tritt dann eine Rückbildung des ganzen Ganglions und besonders seines hinteren Fortsatzes ein, sodass die nahe Nachbarschaft zum Musculus tensor tympani verschwindet und das Ganglion dem Mittelohrbezirk entzogen wird.

Zum Schlusse möchte ich in drei schematischen Zeichnungen den Entwicklungsgang der in Frage gekommenen Gebilde noch einmal präzisieren:

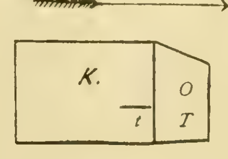


Fig. 4.

Der Pfeil gibt die Wachstumsrichtung der Blastemsäule an, in welcher die Kaumuskulatur K samt dem Meckel'schen

Knorpel, der Musculus tensor veli palatini t, die Mittelohrgebilde, welche aus dem ersten Kiemenbogen hervorgehen O, samt dem Musculus tensor tympani T enthalten sind.

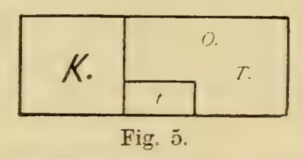


Fig. 5.

Durch Auswachsen des Blastems entsteht der in Fig. 5 skizzierte Zustand.

Durch Reduktion des nicht zur Anlage von Organen benutzten Blastems ergibt sich dann Fig. 6.

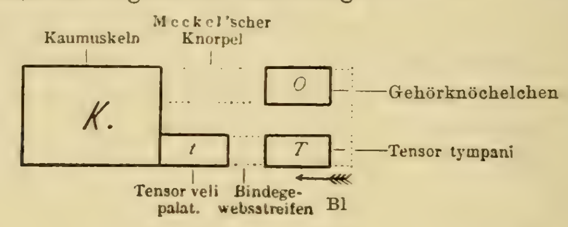


Fig. 6.

Der Pfeil bezeichnet die Richtung, in der die Anlage des Musculus tensor tympani auswächst.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VI—IX.

Fig. 1. Embryo von 10,5 mm Scheitel-Steisslänge. Schnitt 104 der Serie Beschreibung siehe Seite 154. O = vorderer Augenpol. L = vorderer Pol des Labyrinthbläschens.

Fig. 2. Embryo von 10,5 mm Scheitel-Steisslänge. Schnitt 118. Beschreibung siehe Seite 155.

Fig. 3. Embryo von 14 mm Scheitel-Steisslänge. Schnitt 144. Beschreibung siehe Seite 156.

Fig. 4. Embryo von 14 mm Länge. Schnitt 153. Beschreibung s. S. 156.

Fig. 5. Embryo von 14 mm Länge. Schnitt 163. Beschreibung s. S. 156.

Fig. 6. Embryo von 14 mm Länge. Schnitt 171. Beschreibung s. S. 157.

Fig. 7. Embryo von 15,25 mm Länge. Schnitt 94. Beschreibung s. S. 157.

Fig. 8. Embryo von 15,25 mm Länge. Schnitt 132. Beschreibung s. S. 158.

Fig. 9. Embryo von 15,25 mm Länge. Schnitt 152. Beschreibung s. S. 159.

Fig. 10. Embryo von 15,25 mm Länge. Schnitt 171. Beschreibung s. S. 159.

Fig. 11. Embryo von 15,25 mm Länge. Schnitt 195. Beschreibung s. S. 160.

Fig. 12. Embryo von 20,5 mm Länge. Schnitt 154. Beschreibung s. S. 160.

Fig. 13. Embryo von 20,5 mm Länge. Schnitt 171. Beschreibung s. S. 161.
Fig. 14. Embryo von 20,5 mm Länge. Schnitt 190. Beschreibung s. S. 161.
Fig. 15. Embryo von 20,5 mm Länge. Schnitt 214. Beschreibung s. S. 162.
Fig. 16. Embryo von 20,5 mm Länge. Schnitt 244. Beschreibung s. S. 163.
Fig. 17. Embryo von 25 mm Länge. Schnitt 169. Beschreibung s. S. 163.
Fig. 18. Embryo von 25 mm Länge. Schuitt 186. Beschreibung s. S. 164.
Fig. 19. Embryo von 25 mm Länge. Schnitt 209. Beschreibung s. S. 164.
Fig. 20. Embryo von 25 mm Länge. Schnitt 232. Beschreibung s. S. 165.
Fig. 21. Embryo von 25 mm Länge. Schnitt 255. Beschreibung s. S. 165.
Fig. 22. Embryo von 30 mm Länge. Schnitt 68. Beschreihung s. S. 166.
Fig. 23. Embryo von 30 mm Länge. Schnitt 99. Beschreibung s. S. 166.
Fig. 24. Embryo von 30 mm Länge. Schnitt 118. Beschreibung s. S. 167.
Fig. 25. Embryo von 30 mm Länge. Schnitt 141. Beschreibung s. S. 167.
Fig. 26. Embryo von 30 mm Länge. Schnitt 160. Beschreibung s. S. 168.
Fig. 27. Embryo von 30 mm Länge. Schnitt 204. Beschreibung s. S. 168.
Fig. 28. Embryo von 53 mm Länge. Schnitt 159. Beschreibung s. S. 169.
Fig. 29. Embryo von 53 mm Länge. Schnitt 175. Beschreibung s. S. 169.
Fig. 30. Embryo von 53 mm Länge. Schnitt 185. Beschreibung s. S. 170.
Fig. 31. Embryo von 53 mm Länge. Schnitt 206. Beschreibung s. S. 170.
Fig. 32. Embryo von 53 mm Länge. Schnitt 226. Beschreibung s. S. 171.
Fig. 33. Situs der tympanalen Tubenmündung des linken Ohrs. Trommelfell mit der lateralen Paukenhöhlenwand abgetragen. Nähere Beschreibung s. S. 183.
Fig. 34. Schematische Darstellung des Verlaufs der Chorda tympani bei fortschreitender Entwicklung. Beschreibung s. S. 186.
Fig. 35. Facies externa des rechten Felsenbeins vom Schwein.
Fig. 36. Facies interna des rechten Felsenbeins. 4/1.

Erklärung der Buchstaben.

A = Erster Kiemenbogen.
a = Bindegewebsstreifen, von der Tube ins Mittelohr und zum Musculus tensor tympani verlaufend.
a c = Ap. ext. aquaeduct. cochleae.
a v = Ap. ext. aquaeduct. vestibuli.
B = Zweiter Kiemenbogen.
b = Bindegewebsstreifen, von der Tube nach abwärts in die Paukenhöhle verlaufend.
Bi = Bindegewebe, welches aus dem Blastem (Bl) hervorgegangen ist.
Bl = Blastem, dem tubo-tympanalen Spalt benachbart.
C f = Canalis facialis.
Cr f = Crista falciformis.
ch = Chorda tympani.
F c = Fenestra cochleae.
F o ma = Fossa muscularis maior.

Fo mi = Fossa muscularis minor.
F v = Fenestra vestibuli.
G G G = Ganglion Gasseri s. nervi trigemini.
Gl s = Glaudula submaxillaris.
G o = Ganglion oticum.
H = Hammer.
Hg = Hammergriff.
I = Amboss.
K = Kaumuskelanlage und Kaumuskulatur.
Kn = Knochen (Anlage der Bulla ossea).
L = Labyrinth, resp. Labyrinthkapsel.
l = Nervus lingualis.
l v p = Musculus levator veli palatini.
La = Larynx.
M = Mundhöhle, resp. Mundspalte.
M a i = Meatus audit. internus.
Md = Mandibula.
Me = Meckel'scher Knorpel.
n = Nerv (Chorda tympani).
N^5 = Nervus trigeminus.
N^7 = Nervus facialis.
N R = Nasenrachenraum.
O = Auge.
O t = Ostium tympanicum tubae.
P = Paukenhöhle, resp. tubo-tympanaler Spalt.
P pt = Processus pterygoideus des Keilbeins.
Pr = Promontorium.
Pr st = Processus styloides.
R = Rachenhöhle.
Re = Reichert'scher Knorpel.
Sp i = Spina ossis petrosi inferior.
Sp s = Spina ossis petrosi superior.
St = Stapes.
T = Tubengegend am Felsenbein.
T t = Musculus tensor tympani.
t v p = Musculus tensor veli palatini.
V = Velum palati.
V j = Vena jugularis primitiva.
Z = Zunge.

I = Erste Schlundfurche.
I^a = Erste Kiemenfurche und äusserer Gehörgang.
V = Nervus trigeminus.
VII = Nervus facialis.

Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen.

Von

Oskar Schultze.

Die alte Frage von den Ursachen der Geschlechtsbildung ist bekanntlich weder durch das 36 Druckbogen umfassende Buch von Dr. H. Janke mit dem kühnen Titel: „Die willkürliche Hervorbringung des Geschlechts bei Mensch und Haustieren“ aus dem Jahre 1888, noch durch die vor wenigen Jahren unnützen Staub aufwirbelnden Angaben Schenks gefördert worden. Demgegenüber erscheinen kritische Darstellungen der Frage, wie diejenige M. von Lenhosseks als zeitgemäss; und doch findet die Unsicherheit, welche bezüglich des Wertes älterer Theorien über die Geschlechtsbildung solange geherrscht hat, noch heute darin ihren Ausdruck, dass den Angaben von Tierzüchtern über den Einfluss des Alters der Geschlechtsprodukte, der Inanspruchnahme der Zeugenden, des Lebensalters der Zeugenden, der Inzucht u. a. m. in angesehenen Lehrbüchern eine ursächliche Bedeutung zuerkannt wird. Diese Tatsache bildete den Anstoss zu umfassenden Beobachtungen und Versuchen, welche ich mehrere Jahre hindurch, unter Aufwand von vieler Zeit, mit weissen Mäusen angestellt habe. Nicht also kühne Hoffnung, die schwierige Frage zu lösen, als vielmehr der lebhafte Wunsch, die Spreu vom Hafer definitiv zu sondern, bestimmten mich zur Arbeit.

Die Resultate der Prüfung jener älteren Angaben sollen in einem ersten Teile der folgenden Arbeit mitgeteilt werden. In dem zweiten Teil werden die neueren, auf tierischem und pflanzlichem Gebiete von Fachmännern gemachten Experimente besprochen, aus denen sich eine gewisse erfreuliche Übereinstimmung ergeben wird, insofern als die Erzeugung des männlichen Geschlechtscharakters gegenüber der des weiblichen bei Tier und Pflanze — soviel wir jetzt urteilen können — sich als eine geringere Leistung des weiblichen Erzeugers herausstellt. Auch enthält dieser zweite Teil die Resultate weiterer Versuche an Mäusen. Der genannte Satz wird im dritten Teil durch

zahlreiche bereits vorliegende Beobachtungen noch weiter begründet. Der vierte Teil bespricht und vertritt die bekanntlich nicht mehr neue Auffassung, dass das Geschlecht im Ei vorgebildet ist und leitet so über zu dem letzten Teile, in welchem gezeigt wird, dass ein Einfluss der Befruchtung auf die Entstehung des Geschlechts unbewiesen und ganz unwahrscheinlich ist.[1])

I.

Wenige allgemeine Worte seien über die Zucht der zu meinen Versuchen dienenden weissen Mäuse vorausgeschickt. Abgesehen von verschiedenen grossen Zuchtbehältern kamen 24 vierseitige Kasten aus 1 cm starken, glattgehobelten Eichenholzbrettern von 28 cm Breite, 8 cm Länge und 26 cm Höhe zur Verwendung, die durch ein in einem Eichenrahmen befestigtes Drahtgitter verschlossen wurden. Das glatte Eichenholz wird niemals von den Mäusen angenagt. Auf dem Boden jedes Behälters findet sich ein 5 cm hoher Einsatz von Zinkblech, der durch zwei an den schmäleren Seiten angebrachte Griffe leicht herausgehoben und gereinigt werden kann, denn Reinlichkeit der Behälter, d. h. häufige Erneuerung der die Zinkeinsätze zur Hälfte füllenden Sägespähne, ist wesentlich zur Erzielung guter Resultate. Ein kleiner mit Schlupfloch versehener Behälter ohne Boden — ein umgestülpter Kasten ohne Deckel — ist in jedem der grösseren Behälter vorhanden. Ferner benutzte ich 20 kleinere Holzkästen mit Drahtgitter im Deckel von 14 cm Breite, 22 cm Länge und 14 cm Höhe, welche zur Isolierung einzelner Mäuse dienten. Nummerierung und Etikettierung jedes Kastens sind für genaue Protokollaufnahme selbstverständliche Vorbedingung. Eine ziemliche Arbeit erforderte das Anbringen verschiedener Marken, um die einzelnen Mäuse eines Behälters zu bezeichnen und dauernd zu kennen. Von der anfänglichen Verwendung von Farben bin ich schliesslich abgekommen, da ich kaum eine Farbe fand, die genügend lange sichtbar blieb. Ausschneiden der Haare in Form von einem oder mehreren breiten Streifen an dieser oder jener Körpergegend, Stutzen eines oder

---

[1]) Über das vorliegende Thema hielt ich im November 1902 in der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg einen längeren Vortrag (s. das Literaturverzeichnis).

beider Ohren, des Schwanzes, Versengen des Pelzes an bestimmten Stellen mit glühendem Eisen (ohne die Haut zu treffen) u. a. sind brauchbare Mittel, um in einem Kasten eine ganze Anzahl Mäuse zu kennzeichnen. Alle 8—14 Tage sind die Marken auf dem Pelz von neuem hervorzuheben.

Die tägliche Nahrung bestand, abgesehen von besonderen Versuchen, aus Hafer, grobem Brot und kondensierter Milch. Mit der 6.—7. Lebenswoche ist die Maus bereits geschlechtsreif. Die erste Geburt erfolgt normalerweise bei bester Ernährung in der 9.—10. Lebenswoche. Mehr als 14 Würfe habe ich von ein und derselben Maus nicht erzielt. Rechnet man auf jeden Wurf durchschnittlich 6 Junge, so beträgt die Gesamtzahl der von einem Weibchen erhältlichen Nachkommen 80—90. Dem Anfänger macht es Schwierigkeiten, das Geschlecht der neugeborenen Mäuse äusserlich deutlich zu unterscheiden, vornehmlich weil die Clitoris, die ja durchbohrt ist, nur wenig kleiner ist als der Penis, und die Vagina nicht klafft. Mit Hülfe der Lupe — später auch ohne solche — gewinnt man bald Sicherheit in der äusserlichen Bestimmung des Geschlechts, die jedoch erst dann verlässlich ist, wenn man sich durch die Sektion wiederholt überzeugt hat, dass man keinen Irrtum mehr begeht

Das Alter der Zeugenden.

Es ist zweifellos, dass ältere Erstgebärende einen überwiegenden Knabenüberschuss zeigen; das beweisen die übereinstimmenden Angaben von Ahlfeld und Schramm, Hecker, E. Bidder und Düsing[1]). Es ergibt sich auch, dass bei den älteren Erstgebärenden der Knabenüberschuss mit dem Alter steigt. Düsing hat deshalb den Satz aufgestellt: „Verzögerte Befruchtung[2]) der Frauen bewirkt eine Mehrgeburt von Knaben". Da liegt es nahe, mit Ahlfeld und E. Bidder die Frage zu stellen, ob nicht die Erstgeburt, sondern das Alter der Frau an und für sich ohne Rücksicht darauf, ob Geburten vorher-

[1]) Düsing findet in dieser Tatsache insofern eine zweckmässige Einrichtung zur Regulierung des Geschlechtsverhältnisses, als ältere Erstgebärende, die also lange auf die erste Konzeption haben warten müssen, sich in einem Zustand befinden, der bei Tieren einem grossen Mangel an Männchen entsprechen würde.

[2]) Befruchtung hier identisch mit Begattung.

gingen oder nicht, von massgebendem Einfluss ist. Es liegt dies um so näher, als E. Bidder bereits zeigte, dass die über 40 Jahre alte Frau Geburten mit ganz bedeutendem Knabenüberschuss liefert. Dasselbe gilt von der noch nicht auf der Höhe der Geschlechtstätigkeit angelangten Frau. Auch sind die Nachweise von Goehlert für das Pferd und von Morel für das Schaf in Erinnerung zu bringen, dass nämlich die Geburten der männlichen Nachkommen mit dem steigenden Alter der Muttertiere zunehmen. Hierfür sprechen auch die Angaben von Schlechter und vor allem von Wilckens, nach denen die Stuten mit zunehmendem Alter mehr Hengstgeburten liefern, und zwar nach Wilckens nach Paarung mit Hengsten jeglichen Alters. Aus letzterem Grunde ist Wilckens ein Gegner der allerdings auch sonst angefochtenen Hofacker-Sadler'schen Hypothese, da der Einfluss des Alters beim Pferd nur für den mütterlichen Erzeuger in Betracht kommt, während ja Hofacker und Sadler dem höheren Alter des Mannes einen wesentlichen Einfluss auf das Geschlechtsverhältnis zuschreiben. Abgesehen davon, dass am Pferd gewonnene Beobachtungen nicht berechtigen, das für den Menschen aufgestellte Hofacker-Sadler'sche Gesetz vollkommen in Abrede zu stellen, hat kürzlich B. S. Schultze mit Recht betont, dass wir die Angaben von Hofacker und Sadler nicht in Abrede stellen dürfen, da die statistisch ermittelten Tatsachen mit grosser Bestimmtheit dafür sprechen, dass, je älter der Vater im Vergleich zur Mutter, destomehr die Knabengeburten überwiegen. Unter den Autoren, die sich gegen das genannte Gesetz aussprachen, kommt auf Grund umfassender Statistik in Norwegen vor allem Berner in Betracht; aber diese und andere widersprechenden Angaben berechtigen doch nicht, einwandfreie ältere Angaben ohne weiteres als unrichtig zu bezeichnen. Es besteht eben ein Widerspruch, der der Aufklärung harrt. In jedem Fall ist es wünschenswert, bei der Prüfung der Frage von dem Einfluss des Mannes auf das Geschlechts*verhältnis* — nicht auf die Geschlechts*bildung* — gleichzeitig das absolute Alter der Frau mehr in Betracht zu ziehen, wie es denn auch mit Rücksicht auf den nach obigem durchaus im Bereich der Wahrscheinlichkeit liegenden Einfluss des absoluten Alters der Frau auf das Geschlechtsverhältnis eine verdienstvolle Arbeit wäre, aus standes-

amtlichen Aufzeichnungen für jedes Lebensjahr der geschlechtsreifen Frau bis zum Klimakterium auf Grund hinreichend grosser Zahlen das Geschlechtsverhältnis der Geburten in verschiedenen Ländern von neuem festzustellen — zunächst ohne Rücksicht auf das Alter des männlichen Erzeugers. Wir würden dann auch zu einer klaren Einsicht kommen, ob die von E. Bidder u. a. vertretene Auffassung richtig ist, dass das Weib auf der Höhe seiner Geschlechtstätigkeit zur Mehrproduktion des eigenen Geschlechts neigt, kurz nach dem Eintritt der Reife aber, ebenso wie kurz vor Erlöschen der Geschlechtstätigkeit, mehr Knaben gebiert. Im ganzen ist Cohn zuzustimmen, wenn er sagt, dass die Frage von dem Einfluss des Alters beider Erzeuger noch exakter Nachuntersuchung bedarf.

Da nach E. Bidder von Frauen, die sehr bald nach Eintritt der Geschlechtsreife — unter 18 Jahren — konzipiert haben, auffallend viele Knaben geboren werden — 133.9 Knaben auf 100 Mädchen — prüfte ich das Verhalten bei der Maus auf diese Frage. In mehreren Zuchtbehältern wurden weibliche noch nicht geschlechtsreife Mäuse mit gleichaltrigen Böcken vereint[1]), sodass mit dem Eintritt der ersten Brunst Begattung wahrscheinlich war. Die als trächtig erkannten Weibchen wurden isoliert, und nach dem Wurf wurde das Geschlecht der Jungen bestimmt. Das Alter dieser in der folgenden Tabelle zusammengestellten 22 Weibchen lag zur Zeit des ersten Wurfes in der 10.—15. Woche.

Zahl	männl.	weibl.	Zahl	männl.	weibl.
1	3	2	12	1	7
2	4	1	13	1	2
3	2	4	14	4	1
4	1	3	15	5	3
5	4	3	16	0	2
6	3	2	17	3	2
7	3	4	18	4	4
8	2	4	19	4	2
9	2	2	20	5	3
10	1	6	21	2	4
11	3	3	22	3	1

[1]) Die Vereinigung verschiedener, nicht aneinander gewöhnter Mäuse in einen Behälter hat immer so zu geschehen, dass alle zum Versuch

Man erkennt sofort, dass der Erstlingswurf des eben geschlechtsreif gewordenen Weibchens bei Paarung mit eben geschlechtsreif gewordenem Männchen durchaus nicht irgend ein Geschlecht bevorzugt. Das Verhältnis ist ein ganz wechselndes, was sich am deutlichsten darin ausspricht, dass sowohl vorwiegend männliche Würfe (2. 14.), als vorwiegend weibliche (10. 12.) vorkommen. *Es wird also bei der Maus zu Beginn der Geschlechtsreife beider Erzeuger weder das männliche noch das weibliche Geschlecht bei den Nachkommen bevorzugt.* Man könnte hier vielleicht geltend machen, dass in dieser und anderen Tabellen dieser Arbeit die Zahlen doch zu gering sind, um bestimmte Schlüsse zu ziehen. Für meinen Zweck genügt es jedoch vollkommen, das gänzliche Fehlen einer bestehenden *Regel* nachzuweisen.

Alter in Wochen	Erstgeburten			Alter in Wochen	Erstgeburten		
	Zahl	männl.	weibl.		Zahl	männl.	weibl.
10. und 11. Woche	1	3	4	14. und 15. Woche	20	0	2
	2	2	4		21	2	1
	3	2	2		22	0	2
	4	0	4		23	3	2
	5	1	2	16. bis 20. Woche	24	2	2
	6	4	2		25	4	1
	7	1	7		26	2	3
	8	4	4		27	1	3
12. und 13. Woche	9	4	3		28	5	2
	10	1	4		29	3	2
	11	2	3		30	3	1
	12	3	4	21. bis 27. Woche	31	2	2
	13	4	1		32	2	2
	14	5	3		33	2	0
	15	4	2		34	4	0
14. und 15. Woche	16	2	4		35	6	3
	17	3	2		36	1	5
	18	3	2	28. bis 37. Woche	37	0	4
	19	1	3		38	1	4
					39	2	1

bestimmten Tiere in einen *neuen* Käfig übertragen werden. Diese Prozedur bietet die sichere Garantie gegen das Totbeissen, das auch bei bester Nahrung eintreten kann, wenn man in einen bereits Mäuse enthaltenden Käfig neue hinzusetzt, die dann als Eindringlinge betrachtet werden.

Zur Erklärung der zweiten Tabelle diene folgendes. Es handelt sich wieder, wie bei der ersten Tabelle, um Erstgeburten, aber um solche von Mäusen verschiedenen Lebensalters, indem die erste Begattung durch geeignete Isolation der Weibchen bis zur 37. Woche aufgehalten wurde. Es liegen 39 Erstgeburten vor.

Resultat: Die frühestens in der 7. Lebenswoche geschlechtsreif gewordene weibliche Maus vermag in ihren von der 10. bis zur 37. Woche stattfindenden Erstgeburten, ohne dass eine bestimmte Gesetzmässigkeit existiert, Würfe zu liefern, die bald zu gleichen Teilen männlich und weiblich, bald vorwiegend oder ausschliesslich männlich *oder* weiblich sind. *Ein massgebender Einfluss frühzeitiger oder verspäteter Befruchtung des weiblichen Individuums darf demnach für die Maus ausgeschlossen werden.* Ob mit dem Ende des ersten Lebensjahres und dem dann bald eintretenden Erlöschen der Geschlechtstätigkeit das eine oder das andere Geschlecht bei den Würfen Erstgebärender, etwa wie (nach *Bidder*) bei der dem Klimakterium nahestehenden Frau, das männliche Geschlecht der Geburt überwiegt, das bleibt noch zu entscheiden.

Das Alter der Geschlechtsprodukte und der Einfluss der geschlechtlichen Inanspruchnahme.

Aus dem verschiedenen Alter bezw. Reifezustand des Samens und des Eies hat man geglaubt, das Geschlecht der Frucht voraussagen zu können.

Die experimentelle Verwendung verschieden alten *Samens* derart, dass man die künstliche Befruchtung mit Samen vorgenommen hätte, der nicht ganz frisch nach Herausnahme aus dem Männchen zur Verwendung kam und dann das Geschlecht der erzeugten Individuen geprüft hätte, hat meines Wissens bei Tieren (z. B. Seeigeln, Fischen, Fröschen) nicht stattgefunden, dürfte wohl auch keinen Erfolg versprechen. Da bei manchen Tieren der Samen lange Zeit in dem weiblichen Genitalkanal verweilt, (bei Fledermäusen z. B. monatelang) ehe er zur Befruchtung kommt, müsste ja, wenn das Alter der Spermatozoen einen massgebenden Einfluss hätte, hier nur *ein* Geschlecht hervorgebracht werden. Dagegen hat man in der richtigen Voraus-

setzung, dass bei starker Inanspruchnahme der geschlechtlichen Tätigkeit des männlichen Erzeugers der zur Befruchtung kommende Samen relativ jung, im entgegengesetzten Falle älter sein müsse, Prüfungen vorgenommen (s. unten).

Einen grossen Einfluss für die Entscheidung des Geschlechtes der Nachkommen hat der französische Züchter Thury dem verschiedenen Reifezustand des Eies im Augenblicke der Befruchtung zugeschrieben. Seine Theorie, dass jung befruchtete Eier Weibchen, spät befruchtete dagegen Männchen liefern sollten, glaubte er an 29 Versuchen mit Kühen beweisen zu können, indem er diese teils zu Beginn, teils gegen Ende der Brunstperiode befruchtete. Die Theorie hat sich jedoch durch weitere Versuche mit Kühen und Pferden, die in landwirtschaftlichen Akademien und Gestüten angestellt wurden, durchaus nicht bestätigt. Auch an Hühnern erhielt man widersprechende Resultate neben solchen, die der Theorie günstig erschienen. Auch an Kaninchen blieb die Bestätigung aus. Die zahlreichen negativen Resultate sprechen deutlich genug, sodass ich von der Aufzählung weiterer Angaben und mancher Bedenken, die sich von vornherein gegen die Theorie ergeben, absehe.

Auch bei den Pflanzen hat man mehrfache Experimente angestellt, um den Einfluss des Reifezustandes der Geschlechtsprodukte auf das Geschlecht der Nachkommenschaft zu prüfen. Zu diesen Versuchen sind naturgemäss nur diöcische Pflanzen geeignet, bei welchen also die männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte (Eizellen und Pollen) auf verschiedenen Pflanzen zur Ausbildung kommen. Hierher gehören z. B. das gemeine Unkraut Bingelkraut (Mercurialis annua) und eine Lichtnelke (Melandrium album und M. rubrum). Zunächst hat man mit Rücksicht auf die Theorie von Thury den Einfluss des Alters der weiblichen Keimzelle, der Eizelle, auf das Geschlecht geprüft. Die ersten Versuche stellte Hoffmann in den Jahren 1865—1868 an. Er nahm vor allem bei Mercurialis frühe und späte Bestäubung der weiblichen Blüten vor und glaubte nach dem Geschlecht der aus den betreffenden Samen gezogenen Pflanzen wenigstens eine gewisse Bestätigung der Thury'schen Theorie folgern zu können. Hoffmann prüfte dann auch bei Mercurialis den Einfluss des Alters des Blütenstaubes, erhielt aber widersprechende Resultate. Ebenso ungünstig fielen seine Versuche mit Melandrium

aus. In den letzten Jahren hat Strassburger bei seinen Versuchen über die Geschlechtsverteilung bei den Blütenpflanzen die vorliegende Frage gleichfalls geprüft. Er experimentierte mit Melandrium album und rubrum und bestäubte die Narben junger und alter Blüten mit jungem und altem Blütenstaub. Das Geschlecht der erhaltenen Pflanzen war derart, dass die Resultate der Behauptung von dem Einfluss des Alters der Geschlechtsprodukte auf das Geschlecht direkt widersprachen. Nach diesen auf tierischem sowohl wie auf pflanzlichem Gebiet vorliegenden Ergebnissen darf jeglicher Einfluss des Alters der Geschlechtsprodukte auf das Geschlecht der Nachkommen ausgeschlossen werden.

Über die durch eine Behauptung des Züchters Fiquet aufgekommene Anschauung, dass bei starker Beanspruchung des Genitalapparates das Geschlecht der Nachkommen dem des stark beanspruchten Erzeugers entspricht, ist viel gestritten worden. Am entschiedensten hat sich wohl Düsing ausgesprochen. Er fasst seine Anschauung mit folgenden Worten zusammen: „Je grösser der Mangel an Individuen des einen Geschlechtes ist, je stärker die vorhandenen infolge dessen geschechtlich beansprucht werden, je rascher, je jünger ihre Geschlechtsprodukte verbraucht werden, desto mehr Individuen ihres eigenen Geschlechts sind sie disponiert zu erzeugen.“ In dieser „Tatsache“ findet Düsing eine durch natürliche Züchtung erworbene nützliche Eigenschaft. Sie wirkt regulierend, insofern die starke Inanspruchnahme einem Mangel an dem betreffenden Geschlecht entspricht. Während die Angaben über die Resultate starker weiblicher Beanspruchung nur spärliche sind, wird vorwiegend die Überanstrengung des männlichen Erzeugers herangezogen. Die beste hierher gehörige Statistik ist von Düsing aufgestellt. Sie stützt sich auf die 20 Jahre umfassenden Aufzeichnungen der preussischen Gestüte und ergab für Hengste, die 60—70 Stuten deckten, ein Sexualverhältnis von 101,22 (d. h. 101,22 männliche auf 100 weibliche Individuen) für solche, die 20—34 Stuten deckten, das Sexualverhältnis von 97,35. Selbst angenommen, dass dieser Unterschied wirklich nur durch die stärkere Inanspruchnahme des Hengstes bedingt ist, was ich für unbewiesen halte, so kann hier doch im Ernst nicht von einem entscheidenden Einfluss geschlechtlicher Inanspruchnahme die

Rede sein. Überhaupt hat niemand die Frage in der allein entscheidenden Weise geprüft, ob bei ein und demselben Individuum die Erzeugung des eigenen Geschlechts proportional der geschlechtlichen Beanspruchung wächst. So ist es denn auch verständlich, wenn neuerdings Cohn sich dahin äussert, dass kein Beweis für den Einfluss der geschlechtlichen Inanspruchnahme der Eltern auf das Geschlecht der Geburt vorhanden ist. Gleichwohl erschien mir eine eigene Prüfung der Frage wünschenswert. Ich berichte über die vier Weibchen meiner Zucht, bei denen ich die stärkste geschlechtliche Inanspruchnahme eintreten liess. Die zur Verwendung kommenden Böcke funktionierten regelmässig und waren nicht überanstrengt. Das Verfahren war folgendes: Mit wenigen Ausnahmen (s. u.) wurden die Jungen sofort nach der Geburt nach Prüfung des Geschlechts entfernt, und das Weibchen kam gleich wieder zur Paarung. So kam der Genitalapparat überhaupt nicht zur Ruhe, und im allgemeinen erfolgte alle 3 Wochen die Geburt. Gelegentlich wird übrigens, auch wenn sofort nach der Geburt die Paarung eingeleitet worden, der 3 wöchentliche Termin mehr oder weniger überschritten. Die untenstehende Tabelle unterrichtet über die Einzelheiten.

Weibchen 1 warf in dem Zeitraum von 1 Jahr und 52 Tagen 14 mal; die grösseren Pausen zwischen der 8. und 9., der 10. und 11., 11. und 12., 12. und 13. Geburt sind dadurch erklärt, dass das isolierte Weibchen die Jungen 2—3 Wochen säugte und erst nach dieser Zeit zur nächsten Befruchtung kam. Es wurde also eine Brunstperiode übersprungen. Rechnen wir die Säugetätigkeit zu der des Genitalapparates im weiteren Sinne, so trat also überhaupt keine Ruhepause ein. Überblickt man die sämtlichen Geburten des hochgradig beanspruchten Weibchens, so erkent man sofort, dass von einer proportional der Überanstrengung des Weibchens stattfindenden Produktion weiblicher Nachkommen nicht gesprochen werden darf, denn es folgen Würfe mit verschiedenster Verteilung der Geschlechter auf einander. Vergleichen wir aber das Resultat der ersten sieben Würfe mit dem der letzten sieben, so stellt sich heraus, dass bei den ersteren 31 männliche 25 weiblichen Geburten gegenüber stehen, während bei den letzteren auf 21 männliche 28 weibliche Geburten kommen. In der Tat hat sich also mit

der Zunahme der Geburten eine relative Zunahme des weiblichen Geschlechts ergeben. Die Gesamtzahl der geborenen Jungen betrug 105, davon waren 52 männlich und 53 weiblich.

Weibchen 1.				Weibchen 2.			
Zahl	Geburts-datum	Geschlecht der Jungen		Zahl	Geburts-datum	Geschlecht der Jungen	
		männl.	weibl.			männl.	weibl.
1	5. VII. 1900.	3	2	1	22. VII. 1900.	4	1
2	23. VIII.	5	3	2	28. VIII.	5	3
3	1. X.	6	2	3	30. IX.	6	3
4	21. X.	2	5	4	20. X.	3	4
5	10. XI.	5	5	5	9. XI.	1	1
6	30. XI.	5	5	6	30. XI.	5	2
7	20. XII.	5	3	7	20. XII.	4	5
8	10. I. 1901.	5	4	8	11. I. 1901.	2	1
9	20. II.	4	4	9	1. II.	2	5
10	12. III.	2	5	10	17. III.	2	5
11	27. IV.	2	4	11	19. IV.	5	3
12	9. VI.	4	4	12	19. VI.	3	1
13	24. VII.	3	3				
14	26. VIII.	1	4				

Weibchen 3.				Weibchen 4.			
Zahl	Geburts-datum	Geschlecht der Jungen		Zahl	Geburts-datum	Geschlecht der Jungen	
		männl.	weibl.			männl.	weibl.
1	22. I. 1901.	4	2	1	6. II. 1901.	3	4
2	11. II.	1	3	2	26. II.	1	7
3	4. III.	1	2	3	18. III.	4	4
4	24. III.	4	2	4	6. IV.	5	4
5	13. IV.	6	1	5	26. IV.	6	3
6	4. V.	4	1				

Weibchen 2. Von 12 Geburten, die in der Zeit von 11 Monaten stattfanden, stammten 42 männliche und 34 weibliche Nachkommen. Auch hier wechseln, wie bei Weibchen 1, vorwiegend männliche, vorwiegend weibliche und solche Würfe regellos ab, bei denen das weibliche und das männliche Geschlecht ungefähr gleich stark vertreten ist. Auch hier zeigt sich in Übereinstimmung mit Weibchen 1, dass in den späteren Würfen relativ mehr Weibchen geboren wurden, denn das Verhältnis der Männchen zu den Weibchen beträgt bei den ersten 6 Geburten 24 : 14, bei den letzten 18 : 20.

Weibchen 3 und 4 gebaren in regelmässigen 20—21 tägigen Pausen, nachdem stets unmittelbar nach der Geburt die Jungen entfernt worden waren und die Begattung stattgefunden hatte.

Vergleichen wir die je 5 ersten Würfe der Weibchen 1—4, so ergeben sich insgesamt für Weibchen 1 21 ♂ u. 17 ♀, für W. 2 19 ♂ u. 12 ♀, für W. 3 16 ♂ u. 10 ♀ und für W. 4 19 ♂ u. 22 ♀. Nehmen wir hierzu die Resultate aus den unten mitgeteilten Tabellen über Inzucht (s. S. 209 u. 210), bei denen gleichfalls stärkste Inanspruchnahme der Weibchen stattfand, so kommen wir zu dem Resultat, dass das Überwiegen der männlichen Geburten bei Weibchen 1—3 als ein zufälliges zu betrachten ist. Wir sind jedenfalls berechtigt zu schliessen, dass von einer konstanten Beziehung zwischen Inanspruchnahme des weiblichen Erzeugers und der Erzeugung weiblicher Nachkommen bei der Maus keine Rede ist.

Inzucht.

Um den Einfluss der Inzucht und Incestzucht auf das Geschlecht der Geburten bei der Maus zu prüfen, machte ich folgende Versuchsreihen, die von Mitte Mai 1900 bis Mitte Mai 1901 dauerten.

Die Versuche begannen mit drei am 17. Mai 1900 geborenen Geschwistern desselben Wurfes: es waren ein Männchen und zwei Weibchen. Ich nenne sie Am, Aw_1, Aw_2. Sie bildeten die Grundlage der ersten Beobachtungsreihe. Aus der Paarung der Geschwister Am und Aw_1 ging am 21. August 1900 die Erstgeburt B hervor, von welcher als zweite Generation der Gesamtzucht die Geschwister Bm, Bw_1 und Bw_2 die zweite Beobachtungsreihe eröffneten. Bm und Bw_1 lieferten am 29. Oktober 1900 einen Erstlingswurf C — die dritte Generation. — Die Geschwister dieses Wurfes, Cm, Cw_1, Cw_2 und Cw_3 bildeten den Ausgangspunkt für die dritte Beobachtungsreihe. Aus der Paarung von Cm und Cw_1 stammte der am 1. Januar 1901 geborene Erstlingswurf D — die vierte Incestzuchtgeneration, deren Männchen Dm mit den Weibchen Dw_1 und Dw_2 als vierte Beobachtungsreihe dienten. Innerhalb der einzelnen Beobachtungsreihen wurden die in zweckentsprechender Isolierung gehaltenen Weibchen nicht nur mit den Brüdern des gleichen Wurfes, sondern auch mit dem Sohne, Enkel und Urenkel, sowie mit Vater und Grossvater gepaart, worüber das Nähere aus den

Tabellen ersichtlich ist. Die Inzucht sowohl als die Incestzucht fanden also in denkbar ausgeprägtester Weise vier Generationen hindurch statt. Ein schädigender Einfluss auf die Individuen oder auf die Zeugungsfähigkeit wurde in diesen Fällen nicht beobachtet. Im allgemeinen wurden die Jungen nach der Geburt entfernt, und fand gleich wieder Paarung statt. Gelegentlich vorkommende grössere Pausen zwischen den Geburten sind in der Regel dadurch bedingt, dass das betreffende Weibchen zur Aufzucht des letzten Wurfes benutzt wurde und dann in der Regel erst bei der folgenden Brunst zur Begattung kam.

Weibchen Aw_1

Zahl	Geburts-datum	Begattender Bock	Verhältnis:	
			männl.	weibl.
1	21. VIII. 1900	Am (Bruder)	4	3
2	9. X.	Am	3	3
3	4. XI.	Am	6	4
4	24. XI.	Am	3	4
5	24. XII.	Am	2	4
6	4. II. 1901	Am	4	2
7	16. III.	Bm (Sohn)	2	2
8	5. IV.	Bm	3	5
9	30. IV.	Cm (Enkel)	4	0
10	11. VI.	Dm (Urenkel	5	1
11	5. VII.	Dm	4	1

Das Gesamtverhältnis beträgt demnach 40 Männchen und 29 Weibchen.

Weibchen Aw_2

Zahl	Geburts-datum	Begattender Bock	Verhältnis:	
			männl.	weibl.
1	23. VIII. 1900	Am (Bruder)	3	2
2	13. X.	Am	6	1
3	3. XI.	Am	2	3
4	2. XII.	Am	2	0
5	23. XII.	Am	2	3
6	13. I. 1901	Am	2	2
7	3. II.	Bm (Sohn)	5	3
8	18. III.	Am	3	2
9	8. IV.	Am	3	4

Das Gesamtverhältnis beträgt demnach 28 Männchen und 20 Weibchen.

Weibchen Bw_1

Zahl	Geburts-datum	Begattender Bock	Verhältnis: männl.	weibl.
1	29. X. 1900	Bm (Bruder)	2	4
2	14. X.	Bm	5	1
3	3. I. 1901	Bm	4	4
4	23. I.	Bm	4	2
5	14. II.	Bm	0	2
6	7. III.	Bm	2	4
7	28. III.	Am (Vater)	5	1
8	17. IV.	Bm	2	4
9	18. VI.	Dm (Enkel)	4	3
10	21. VII.	Am	2	2
11	11. VIII.	Am	4	1
12	1. IX.	Am	2	0

Die Gesamtzahl beträgt demnach 36 Männchen und 28 Weibchen.

Weibchen Bw_2

Zahl	Geburts-datum	Begattender Bock	Verhältnis: männl.	weibl.
1	28. VIII. 1900	Bm (Bruder)	3	4
2	18. XI.	Bm	2	2
3	8. XII.	Bm	3	2
4	28. XII.	Am (Vater)	6	1
5	17. I: 1901	Bm	2	4
6	20. III.	Cm (Sohn)	3	2
7	10. IV.	Bm	3	1
8	2. V.	Bm	2	2
9	4. VII.	Am	2	1

Die Gesamtzahl beträgt demnach 26 Männchen und 19 Weibchen.

Aus den bisher angegebenen vier Tabellen ergibt sich, dass jedesmal ein gewisser relativ starker Überschuss an männlichen Individuen vorhanden war, und man könnte geneigt sein, diesen als durch die Inzucht verursacht aufzufassen. Berücksichtigt man aber, dass in jeder Tabelle Würfe vorkommen, in welchen die weiblichen Tiere die männlichen überwogen, so sieht man, dass von einem irgendwie entscheidenden oder im Einzelfalle praktisch verwertbaren Einfluss der Inzucht auf das Geschlecht

nicht gesprochen werden kann. Welchen Täuschungen man in dieser Beziehung unterliegen könnte, ergibt sich erst recht deutlich, wenn man die weiteren Erfahrungen aus den Versuchen berücksichtigt.

Weibchen Cw_1

Zahl	Geburts-datum	Begattender Bock	Verhältnis:	
			männl.	weibl.
1	1. I. 1901	Cm (Bruder)	2	2
2	12. II.	Bm (Vater)	2	4
3	25. III.	Dm (Sohn)	5	1
4	15. IV.	Bm	1	2
5	7. V.	Dm	1	2
6	29. V.	Am(Großvat.	4	0

Die Gesamtzahl beträgt also 15 Männchen und 11 Weibchen. Ganz anders aber gestaltet sich das Verhältnis bei den beiden folgenden Geschwistern von Weibchen Cw_1.

Weibchen Cw_2

Zahl	Geburts-datum	Begattender Bock	Verhältnis:	
			männl.	weibl.
1	6. I. 1901	Cm (Bruder)	1	7
2	7. II.	Am(Großvat.)	1	7
3	27. II.	Cm	1	4
4	12. IV.	Bm (Vater)	3	5
5	16. V.	Am	2	3

Hier lieferten die Geburten 8 männliche und 26 weibliche Individuen und also bei einem in dritter Generation in grösster Inzucht und Incestzucht gezüchteten Weibchen. Ähnlich verhielt sich das folgende Weibchen.

Weibchen Cw_3

Zahl	Geburts-datum	Begattender Bock	Verhältnis:	
			männl.	weibl.
1	31. XII. 1900	Cm (Bruder)	1	2
2	26. I. 1901	Cm	4	1
3	15. II.	Cm	1	2
4	8. III.	Cm	0	4
5	28. III.	Cm	1	5
6	9. V.	Cm	2	2

Das Ergebnis war also 9 männliche und 16 weibliche Individuen. Also wieder ein erhebliches Überwiegen der weiblichen Geburten. Man sieht aus den beiden letzten Beispielen, wie wenig man berechtigt ist, auf unserem Gebiete aus relativ wenigen Erfahrungen Schlüsse in positivem Sinne zu ziehen. Denn obwohl wir aus den ersten fünf Fällen regelmässig ein Überwiegen der männlichen Geburten beobachteten, die uns die Theorie von der Behauptung des Einflusses der Inzucht auf männliche Erzeugung zu bestätigen schienen, werden wir durch die beiden letzten mitgeteilten Fälle auf einmal durch ein ganz auffallendes Überwiegen der weiblichen Geburten überrascht.

Dass die in vorangehenden Fällen beschriebene hochgradige Inzucht für die Nachkommen an und für sich unschädlich war und auch die geschlechtliche Kraft keinerlei Abnahme zeigte, kann uns nicht wunderbar erscheinen, wenn wir berücksichtigen, dass die in vielen Fällen zweifellos das Fortbestehen der Art schädigende Inzucht, deren Zustandekommen durch natürliche Einrichtungen häufig direkt unmöglich gemacht ist, in anderen Fällen nicht nur unschädlich, sondern sogar die Regel ist. Letzteres ist z. B. nach Emery bei der parasitisch in Nestern von Tetramorium caespitum lebenden Ameise Anergates der Fall. Während in der Regel bei den Insekten der geflügelte Zustand des Männchens dazu beiträgt, die Inzucht zu verhüten, sind bei Anergates, wie bei relativ wenigen anderen Insekten, die Männchen flügellos, schwärmen demnach nicht aus und da sich in jedem Neste immer nur ein fruchtbares Weibchen findet, so kommt es zu beständiger Paarung unter Geschwistern. Da es sich für uns hier nur um die Frage nach den Beziehungen der Inzucht zur Geschlechtsbildung, nicht aber um eine Besprechung der verschiedenartigen Folgen der Inzucht handelt, sei nur noch im Vorübergehen der wunderbaren Tatsache gedacht, dass die Inzucht auf der einen Seite, z. B. bei den meisten unserer Haustiere, vor allem beim Schwein, — zu den schlimmsten Folgen führt, auf der anderen Seite aber durch die natürlichen Verhältnisse bedingt erscheint. Eine ähnliche Erscheinung beobachten wir bekanntlich auch bei den hermaphroditischen Tieren und Pflanzen, wo bald die Selbstbefruchtung die normale Fortpflanzung einleitet, bald aber durch die Organisation in staunenerregender Weise unmöglich gemacht und gleichsam ängstlich

vermieden wird. Ja, bei manchen Algen wird die Vermischung von zweierlei Geschlechtszellen nur möglich, wenn sie verschiedenen Generationen entstammen, obschon noch keine Unterschiede von männlich und weiblich bestehen. Dem, der sich für die uns jetzt fernliegende Frage von der Bedeutung der Inzucht im allgemeinen, speziell auch beim Menschen, interessiert, sei unter anderem die Schrift von Reibmayr (Inzucht und Vermischung beim Menschen, Leipzig und Wien 1897, Deutike) empfohlen. Hier sind besonders die gelegentlichen Vorzüge neben den Nachteilen behandelt.

Wie steht es aber nun mit den tatsächlichen Grundlagen des vielfach behaupteten Einflusses der Inzucht auf eine Mehrproduktion männlicher Individuen? Düsing hat in dieser Beziehung eine Zusammenstellung vorgenommen. Es kam ihm darauf an, zu zeigen, dass die bei einem Mangel an Männchen wahrscheinlichere Inzucht diesen Männchenmangel durch Mehrproduktion an Männchen reguliert, die bei Inzucht eintretende Überproduktion an Männchen sonach eine nützliche Eigenschaft ist. Er zieht zunächst die Angaben Goehlerts heran, nach welchen bei Paarung gleichfarbiger Pferde etwas mehr Hengste geboren werden, als bei Paarung ungleichfarbiger und erklärt dies durch Inzucht, die ja bei gleichfarbigen Pferden mehr oder weniger herrschen müsse. Das kann man doch kaum ernstnehmen. Dann werden in dieser Frage die Juden verwertet, bei denen ein relativ grosser Knabenüberschuss statistisch erwiesen ist. Dieser soll die Folge von der bei den Juden angeblich bestehenden, aber nicht erwiesenen grösseren Inzucht sein. Es handelt sich hier offenbar, um einen Ausdruck Waldeyers zu gebrauchen, um einen Rassenfaktor. Sind doch z. B. schon für Italien und Frankreich die Unterschiede in dem Sexualverhältnis 107 und 104. Ferner wird der grössere Knabenüberschuss bei ehelichen Geburten gegenüber ausserehelichen darauf zurückgeführt, dass bei den ersteren weit mehr Inzucht herrscht, was doch mit Recht bezweifelt werden kann. Nirgends aber finden wir aber einen befriedigenden Beweis, dass die Inzucht die Männchenproduktion beeinflusse, vielmehr erfahren wir gerade von denjenigen Züchtern, die sich am meisten mit den Folgen der Inzucht beschäftigen, nichts von dem behaupteten starken Überwiegen männlicher Nachkommen. So züchtete Ritzema Bos Ratten viele Jahre

lang in Inzucht, ohne etwas über den Einfluss auf das Geschlecht zu berichten. Die Inzucht war, wie dies durch J. Rosenthals Zusatz bestätigt zu werden scheint, zehn Generationen hindurch ohne nachteilige Folgen. Erst nach einigen Jahren machten sich Erscheinungen bemerkbar, die mit Recht oder Unrecht auf Inzucht bezogen werden mögen, vornehmlich Verminderung der Zahl der Jungen bis zur Unfruchtbarkeit, Steigerung der Sterblichkeit in den ersten vier Wochen und Grössenabnahme der Tiere.

Geben wir dennoch zu, dass über lange Zeit hinaus geführte Statistik ein gewisses Überwiegen männlicher Geburten bei Inzucht erweist, indem wir gleichzeitig die bei Pflanzenkultur gemachte Beobachtung berücksichtigen, dass manche diöcische Pflanzen (Dattelpalme, Cannabis) — vielleicht infolge von Inzucht, vielleicht aber auch aus anderen Gründen, — nach häufig wiederholter Aussaat bei Mangel von neuem Anbau nur männliche Blüten bilden, so haben wir damit die Frage nach den Ursachen der Geschlechtsbildung nicht gefördert. Wir hätten dann nur mit einer bisher unerklärten Tatsache der Statistik zu rechnen. Sahen wir doch auch, dass selbst bei hochgradigster Inzucht die Weibchenproduktion erheblich überwiegen kann. Hier müssen wir uns der interessanten Ableitungen Düsings erinnern, der nicht nur für Tiere, sondern auch für Pflanzen (abgeleitet aus Darwins bekannten Versuchen) zeigte, dass die Folgen der Inzucht denen des Nahrungsmangels entsprechen und durch reichliche Ernährung ausgeglichen werden können. Da schlechte Ernährung zweifellos in vielen Fällen die Entstehung des weiblichen Geschlechtes stärker benachteiligt, als die des männlichen, sodass es zu einer scheinbaren Bestimmung des männlichen Geschlechts durch schlechte Ernährung kommt, so würde sich die erst im Einzelfalle nachzuweisende relative Häufigkeit männlicher Geburten bei Inzucht um so leichter als eine Degenerationserscheinung erklären.

Über Inzucht bei Pflanzen und die Einschränkung der Darwin'schen Auffassung von den schädlichen Folgen der Inzucht berichtet Körnicke, ausgehend von der Tatsache, dass alle in Europa vorhandenen Exemplare der Victoria regia von einer 1851 nach England eingeführten Pflanze abstammen und jetzt nach 50 Jahren noch unverändert sind. Die Versuche Körnickes mit einer Anzahl von Gräsern lehrten, dass die

Selbstbestäubung hier keinerlei schädliche Folgen hat; es ist das um so weniger auffallend, als ja viele Pflanzen — die Kleistogamen — direkt auf Selbstbestäubung angewiesen sind: bei Oryza cladestina sind sogar im allgemeinen nur die kleistogamen Blüten fruchtbar, die offenen dagegen nicht.

II.

In dem vorigen Teile wurde im wesentlichen von dem Geschlechtsverhältnis gehandelt. Selbst die genaue Erkenntnis des Einflusses des Zustandes der Zeugenden im Augenblicke des Zeugungsaktes auf das Geschlechtsverhältnis wäre natürlicherweise nicht imstande, uns über die geschlechtsbestimmenden Ursachen oder die Geschlechtsbildung aufzuklären. Vielmehr wird man meiner Auffassung nach, wenn es einmal dem Forschergeist gelungen sein wird, die Ursachen der Geschlechtsdifferenzierung ontogenetisch zu erkennen, die bezüglich des Geschlechtsverhältnisses ermittelten Tatsachen auf Grund der Erkenntnis der Geschlechtsbildung zu erklären sich bemühen müssen.

In den folgenden Teilen wird vornehmlich von der Geschlechtsbildung gehandelt.

Dieser zweite Teil bespricht die bisherigen experimentellen Resultate.

In beiden organischen Reichen herrschen Männlichkeit und Weiblichkeit. Dieser Dualismus ist bei den relativ wenigen Phanerogamen, bei welchen männliche und weibliche Individuen vorkommen, in der äusseren Erscheinung ausgeprägt. Wie es bei dem Menschen und den meisten Tieren die Regel ist, sind auch bei diesen (diöcischen) Pflanzen beiderlei Individuen äusserlich durch das Vorhandensein sogenannter sekundärer Geschlechtscharaktere — z. B. die Art der Belaubung, des Wuchses — unterschieden. Auch die Einzelheiten der als Befruchtung bezeichneten mit dem Mikroskope eingehend beobachteten Vereinigung der männlichen und der weiblichen Geschlechtszelle stimmen — von mehr untergeordneten Abweichungen und Einzelheiten abgesehen — bei Tier und Pflanze in hohem Grade überein. Auf Grund dieser Tatsachen sind wir berechtigt, zu fragen, ob nicht in der Frage nach der Differenzierung des Geschlechts eine gewisse Übereinstimmung der ursächlichen

Momente besteht. Wir gedenken hier der Schlussworte, welche sich in Pfeffers auf der Naturforscherversammlung in Nürnberg gehaltenem Vortrag „Die Reizbarkeit der Pflanzen“ finden: „Für die physiologische Forschung ist aber die gleichzeitige Berücksichtigung der Pflanzen und Tiere von der höchsten Bedeutung. Denn alle naturwissenschaftliche Kenntnis basiert auf der vergleichenden Beobachtung und die Ausdehnung des Gesichtskreises auf eine möglichst grosse Mannigfaltigkeit der Erscheinungen ist stets eins der wichtigsten Werkzeuge, um tiefer und tiefer einzudringen und Wesentliches vom Nebensächlichen zu scheiden. Deshalb ist es auch überaus wichtig und notwendig, dass in allgemeinen Fragen die Erfahrungen auf animalischem und vegetabilischem Gebiete zu Rate gezogen werden.“

Obwohl Botaniker, Zoologen und Embryologen in gleicher Weise bestrebt sind, der Lösung unserer Frage näher zu kommen, kann man von der Anbahnung einer präzisierten einheitlichen Auffassung der Ursachen bis jetzt nicht wohl sprechen. Und doch glaube ich im folgenden zeigen zu können, dass, auf Grund der vorliegenden Experimente und Beobachtungen bei Tier und Pflanze, eine erfreuliche Einheitlichkeit der Auffassung beginnt, welche weiterer Arbeit eine bestimmte Richtung vorschreibt.

Wenn wir uns die Frage vorlegen: Ist es überhaupt denkbar oder möglich, durch experimentellen Eingriff die Entwicklung derart zu beeinflussen, dass wir nach Belieben das Auftreten männlicher oder weiblicher Individuen veranlassen können, so ist die Vorfrage zu beantworten: Was ist das wesentliche und bestimmende Moment für den geschlechtlichen Charakter der Individuen? Indem wir uns der Tatsache erinnern, dass alle Lebensäusserungen an die elementaren Bausteine des tierischen und pflanzlichen Körpers gebunden sind, die wir Zellen nennen, und dass unser ganzes biologisches Denken heute noch von der Zellenlehre beherrscht wird, antworten wir auf diese Frage: Die Produktion der weiblichen Geschlechtszellen, der Eier oder Eizellen, bestimmt den weiblichen, die der männlichen Geschlechtszellen, der Spermatozoen oder Samenzellen, den männlichen Geschlechtscharakter. Unsere Hauptfrage lautet also genauer: Ist es möglich, durch experimentelle Einwirkung die Erzeugung männlicher oder weiblicher Geschlechtszellen — Spermatosomen

oder Eier — zu erreichen? Zur Entscheidung dieser Frage müssen uns diejenigen Organismen zunächst am günstigsten erscheinen, welche beiderlei Zellen in einem Individuum bilden, also die hermaphroditischen. Denn dadurch, dass die Natur die Bildung der beiderlei Zellformen auf ein Individuum vereint, ist für den Experimentator die denkbar günstigste Konstellation geschaffen, ein und denselben experimentellen Einfluss auf beiderlei Zellen einwirken zu lassen.

Unter den Pflanzen, bei denen ja der Hermaphroditismus weit verbreitet ist, werden wir diejenigen bevorzugen, welche beiderlei Zellen, nicht wie die meisten Phanerogamen, fast gleichzeitig in einer Blüte bilden, sondern bei welchen die Bildungsstätten für Eier und Spermatosomen (Gynoeceum und Androeceum) in verschiedenen Blüten und oft zu verschiedenen Zeiten auftreten, also die monöcischen Pflanzen. Wo aber mit eingetretener Trennung der Geschlechter das Geschlecht schon während der Entwicklung des Organismus in der Regel erkennbar wird — bei den meisten Tieren, dem Mensch und den diöcischen Pflanzen, — da haben wir unser Experiment auf die embryonale Entwicklung und weiterhin auf die vorentwicklungsgeschichtliche Zeit zu richten, indem wir in steter Überzeugung von der Beschränktheit unserer Sinne mit der Möglichkeit rechnen müssen, dass schon vor Beginn der Embryonalentwicklung in den Keimzellen — sei es in der Samenzelle oder in der Eizelle oder beiden — eine Entscheidung getroffen wird, die vielleicht experimentell in männlicher oder weiblicher Richtung beeinflusst werden kann.

Sehen wir uns zunächst in der Pflanzenwelt um. Wir beginnen mit den Cryptogamen.

Jeder kennt die an der Unterseite der Blätter (Sporophylle) unserer Farnkräuter im Herbst sichtbaren Häufchen oder Leistchen, die Sporangien. Sie enthalten die zahlreichen als Sporen bezeichneten Fortpflanzungszellen. Gelangen diese auf einen geeigneten Nährboden, so entstehen aus ihnen, ohne dass eine Befruchtung durch eine andere Zelle eintritt — auf sogenanntem vegetativem Wege — nicht sofort junge Farne, sondern es bilden sich kleine, sehr einfach gebaute und unscheinbare Pflänzchen, Vorkeime oder Prothallien genannt, deren Lebenstätigkeit in der baldigen Produktion von männlichen und weib-

lichen Geschlechtszellen gipfelt. Die Spermatozoiden entwickeln sich in den als Antheridien bezeichneten männlichen Geschlechtsorganen, die Eizellen werden in den weiblichen Geschlechtsorganen, den Archegonien oder Oogonien, gebildet. Indem in ein und demselben Organismus sowohl männliche als auch weibliche Geschlechtsorgane entstehen, haben wir es bei den Prothallien der Farne mit monöcischen Individuen zu tun.

Sind die Prothallien ausgebildet, so tritt durch geschlechtliche Fortpflanzung in der Befruchtung die Vereinigung je einer männlichen und einer weiblichen Zelle ein. Aus der befruchteten Eizelle geht wieder ein neues Farnkraut hervor. So wechselt immer die Generation der auf geschlechtlichem Wege entstandenen Farnkräuter mit der aus den unbefruchteten Sporen ungeschlechtlich entstandenen Prothalliengeneration ab (Generationswechsel). Es ist klar, dass die Prothallien der Farne im oben genannten Sinne geeignete Versuchspflänzchen darstellen, um die Frage zu prüfen, ob hier durch äussere Einflüsse das Auftreten des männlichen oder des weiblichen Geschlechtscharakters irgendwie beeinflusst werden kann.

Von Prantl haben wir nun interessante Beobachtungen erfahren.

Dieser Forscher säte die Sporen der Farne Osmunda regalis und Ceratopteris thalictroides auf stickstoffhaltige und stickstofffreie Nährlösungen. Bei Stickstoffmangel bildeten die nur unvollkommen entwickelten [1]) Prothallien nur Antheridien, also männliche Geschlechtsprodukte, und niemals kam es zur Bildung von Archegonien. Diese aber trat ein, sobald die Nährlösung salpetersaures Ammoniak enthielt. Bot man den in stickstofffreier Lösung gezüchteten männlichen Prothallien nachträglich stickstoffhaltige Substanz, so traten Archegonien neben den Antheridien auf, es kam also zur Zwitterbildung, oder die Antheridienbildung verschwand sogar ganz, und die vorher rein männlichen Prothallien wurden durch die bessere Ernährung in nur Archegonien bildende, also rein weibliche Prothallien, umgewandelt. Ferner fand Prantl, dass bei Osmunda durch dichte Aussaat

---

[1]) Es unterblieb bei Osmunda die Bildung eines sogenannten Meristems, d. h. eines am Vorderrande auftretenden undifferenzierten embryonalen Gewebes. Bei den nährstoffreichen Sporen von Ceratopteris trat anfangs ein Meristem auf, das aber bald wieder verschwand.

der Sporen auf die Nährlösung oder auf Torf, welche einer schlechteren Ernährung der entstehenden Pflanzen entspricht, gleichfalls die Bildung der Archegonien unterbleibt, indem gleichsam die Kraft der Pflanze nur zur Bildung von Antheridien ausreicht. Dasselbe gilt von den Prothallien der Cyatheaceen (Baumfarne) nach Bauke, indem bei enger Saat die ausschliesslich Antheridien tragenden Vorkeime überwiegen.

Auch der um die Physiologie der Fortpflanzung der Pflanzen hochverdiente Forscher G. Klebs stellte fest, dass durch Einwirkung ungünstiger äusserer Verhältnisse, und zwar durch ungenügenden Zutritt des für die Pflanzenernährung so bedeutungsvollen Lichtes bei Farnprothallien das weibliche Organ mit Sicherheit unterdrückt werden kann, sodass aus zwitterigen Pflanzen rein männliche werden.

Auch bei einer anderen Klasse der Cryptogamen, bei den Equisetaceen (Schachtelhalmen), hat der Versuch wichtige Resultate geliefert. Der vor zwei Jahren über unsere Frage erschienenen, wichtigen Abhandlung von E. Strassburger, auf die wir weiter unten noch ausführlicher einzugehen haben, entnehme ich, dass nach Schacht, Milde und Duval Jone bei Züchtung auf ungenügendem Nährboden an den Prothallien der Equisetaceen nur männliche Organe, auf humusreichem Boden dagegen neben den männlichen reichliche weibliche Organe auftreten. Oder die Antheridien werden bei reichlicher Archegonien-Ausbildung zum Schwund gebracht, sodass es also gelingt, durch schlechte Ernährung rein männliche, durch reichliche Ernährung dagegen rein weibliche Prothallien zu züchten.

Hier ist ferner der wichtigen Ergebnisse zu gedenken, welche Buchtien an Prothallien von Equisetum erzielte. In der Regel sind die Prothallien diöcisch, doch ist die Diöcie nicht derart fixiert, dass nicht auch monöcische Formen vorkommen, wie das für viele diöcische Phanerogamen gilt, (z. B. Cannabis, Spinacia). Waren die Sporen dicht ausgesät, so treten nur wenige weibliche Prothallien auf: bei dünner Aussaat aber kamen immer wenigstens ebensoviele weibliche, wie männliche Prothallien zur Beobachtung. Von den auf Sand oder Wasser ausgesäten Sporen bleiben viele überhaupt steril, andere werden nur zu männlichen, niemals aber zu weiblichen Prothallien. Buchtien verweist dann auf die von Bauke 1878 an tropischen

Farnen (Schizaeaceen) gemachten Beobachtungen, nach denen bei einer Reihe monöcischer Prothallien an demselben Prothallium bei guten Kulturbedingungen weibliche, bei schlechten männliche Organe gebildet wurden. Dasselbe gelang Buchtien bei Prothallien von Equisetum pratense, die auf gutem Nährboden (Lehm) Archegonien entwickelt hatten und nach Verpflanzung auf mageren Sand nur noch Antheridien erzeugten.

Die Befunde von Buchtien wurden von Goebel anerkannt, der in seiner Organographie der Pflanzen S. 407 unter Bezug auf Buchtien sagt, „die schlechternährten Prothallien werden männlich, die gut ernährten weiblich, und man kann, wie Buchtien zeigte, weibliche Prothallien durch schlechte Ernährung dazu bringen, statt der Archegonien Antheridien hervorzubringen". F. Noll in Bonn hatte die Freundlichkeit mir noch folgendes mitzuteilen: Diese Angabe bestätigt und erklärt mir einen eigenen experimentellen Befund, den ich zwei Jahre nach einander mit Equisetum Telmateja gemacht habe. In den Nährlösungen ohne Phosphate fand ich nämlich stets nur ♂ Prothallien, sodass also speziell die Versorgung mit Phosphorsäure der ausschlaggebende Punkt in der Ernährung dieser Prothallien zu sein scheint, denn ausser Phosphaten hatten die Prothallien alles im Überfluss. Unter hundert und mehr Vorkeimen aber war kein ♀ zu finden. Gleichzeitig schreibt Noll:[1] „In hundert anderen Fällen gelingt es nicht, durch Ernährungsvariation das Geschlecht zu beeinflussen. Bei Marchantia polymorpha sind nach meinen Versuchen, die jetzt im 4. Jahre fortgesetzt werden, ♀ und ♂ Pflanzen wie getrennte konstante Varietäten zu betrachten. Die vegetative Nachkommenschaft bleibt ♀ oder ♂ unter allen Umständen und durch jetzt 10 Generationen hindurch".

An die bei Prothallien der Farne und der Equisetaceen erzielten Resultate schliessen sich übereinstimmende Tatsachen an, mit denen uns G. Klebs bei Algen bekannt gemacht hat. Dieser Forscher teilt unter seinen zahlreichen Beobachtungen auch folgende mit. Die einzelligen verzweigten Fäden der zur Familie der Siphoneen gehörigen Alge Vaucheria repens, welche auf feuchtem Boden grünliche Überzüge bildet, erzeugt, wenn

[1] Mein Freund F. Noll hatte die Freundlichkeit, mich auf diese Arbeit hinzuweisen, wofür ich ihm, wie für manchen Gedankenaustausch, auch hier meinen Dank ausdrücke.

sie zur geschlechtlichen Fortpflanzung schreitet, in der Regel ein Antheridium neben einem Oogonium, seltener ein Antheridium zwischen zwei Oogonien. Das Antheridium pflegt zuerst aufzutreten. Kultiviert man nun die Alge in verdünnter Luft, unter dem Recipienten einer Luftpumpe bei einem Druck von 100—130 mm und guter Beleuchtung, so bleibt die Entwicklung der Oogonien aus, und es werden nur Antheridien gebildet, die oft an Zahl die Normalzahl überschreiten. Der Hermaphroditismus der Alge wird so durch Unterdrückung des weiblichen Charakters in eine rein männliche Form umgewandelt. Entsprechende Erfolge erzielt man durch Einwirkung der höchsten Temperatur, bei der überhaupt noch eine Bildung von Geschlechtsorganen möglich ist, sowie durch Anwendung schwächeren Lichtes. Eine Unterdrückung der Antheridien und ausschliessliche Entwicklung von Oogonien wollte niemals gelingen, doch gelang durch besonders gute Kultur eine Steigerung der Normalzahl der Oogonien. Die Übereinstimmung dieser Versuche mit den vorher gemachten Angaben liegt also wieder darin, dass ungünstige Verhältnisse zunächst auf die Produktion der weiblichen Geschlechtszellen behindernd einwirken; als neu kommt hinzu, dass mit dem Schwund weiblicher Organe eine die Norm übersteigende Überproduktion des männlichen Apparates eintreten kann.

Man könnte hier einwenden, dass nur deshalb die Bildung der weiblichen Organe bei schlechter Ernährung unterbleibt, weil diese in dem erstgenannten, wie auch in anderen Fällen, erst nach dem Auftreten der männlichen gebildet werden, die zwitterigen Pflanzen also sogenannte Proterandrie zeigen. Dass aber das Hauptgewicht auf dem Grad der Ernährung liegt, geht zweifellos daraus hervor, dass nach Prantl bei Farnen durch gute Ernährung schliesslich die Bildung von Antheridien ganz unterdrückt werden und nach Buchtien bei Übertragung von gut genährten archegonientragenden Prothallien von Equisetum auf mageren Nährboden nur noch Antheridien erzeugt werden.

Wir haben also eine ganze Reihe von Fällen kennen gelernt, in denen bei niederen, verhältnismässig einfach gebauten monöcischen Pflanzen zweifellos die Möglichkeit besteht, den Geschlechtscharakter insofern zu beeinflussen, als wir durch die Art der Ernährung der Pflanze die Ausbildung der Geschlechtszellen in bestimmter Weise beeinflussen können, und es unter-

liegt keinem Zweifel, dass da, wo es dem Experimentator bisher *überhaupt* gelungen ist, den Geschlechtscharakter bei Cryptogamen zu beeinflussen, sich allgemein als bisher einziges Resultat ergibt: *Die Produktion weiblicher Geschlechtszellen setzt gegenüber derjenigen der männlichen Geschlechtszellen einen besseren Ernährungszustand der Pflanze voraus.*

Die Feststellung dieser Tatsache wurde wesentlich ermöglicht dadurch, dass die durch den Experimentator variierten Ernährungsbedingungen auf solche Pflanzen einwirkten, welche *beide* Formen von Geschlechtszellen auf *einem* Individuum zu erzeugen imstande sind.

Gehen wir weiter und sehen uns unter den *Phanerogamen* um. Ein jeder kennt — unter den *Monocotylen* — die schöne und in sozialer Hinsicht wichtige Maispflanze aus der Familie der Gräser. Sie besitzt eingeschlechtliche Blüten und ist monöcisch. Aus diesem Grunde können wir die Pflanze in demselben Sinne prüfen wie die monöcischen Prothallien.

Unsere Maispflanze zeigt in ausgebildetem Zustande an dem Gipfel des Sprosses die langen, zu einer Rispe angeordneten Scheinähren; sie bilden das männliche Geschlechtsorgan, in welchem der Pollen gebildet wird; seitlich an dem Spross sehen wir in den Blattwinkeln einen oder mehrere sogenannte Kolben, aus deren freiem Ende die sehr langen Griffel der weiblichen Blüte in Form des bekannten Schopfes herausragen[1]). Mit Vergnügen schälen wir aus den eigenartigen umhüllenden Blättern im Herbst die dicken weiblichen Ähren mit den zierlich reihenweise angeordneten Früchten heraus. Je nachdem die Früchte weiss, gelb und rot oder rotbraun erscheinen, unterscheiden wir drei Formen, unter denen die Pflanze vorkommt. Es sei gleich bemerkt, dass die folgenden Beobachtungen mit geringen Unterschieden für alle drei Formen zutreffen.

Sehen wir uns unsere Maisfelder in Süddeutschland an. Die Pflanzen stehen hier, wo es sich um den Anbau von Grünfutter handelt, infolge von Dichtsaat eng bei einander, sind meist gut entwickelt und tragen endständig die männliche Rispe;

---

[1]) In seltenen Fällen wandelt sich der Gipfel einer männlichen Ähre in einen weiblichen Fruchtträger mit typischen langen Pistillen um. Ich beobachtete dies in einigen Fällen bei Zea tunicata fol. varieg.

doch nur relativ selten sehen wir kolbenartige weibliche Blütenstände, sodass der nicht Vertraute zu der — natürlich sinnlosen — Meinung kommen könnte, es handle sich hier um eine kolbenlose Varietät.

Gehen wir nun nach Südtirol oder Oberitalien, wo das Maiskorn ein Hauptnahrungsmittel für einen grossen Teil des Volkes bildet. Hier sehen wir die Pflanzen einzeln in grösseren Entfernungen von einander angebaut, und jede Pflanze trägt einen oder mehrere Kolben. In den Tropen schliesslich — so hörte ich von dem Direktor einer Plantagengesellschaft in Kamerun — entwickelt sich unsere Pflanze bei richtiger Kultur in besonders stattlicher Höhe und mit zahlreichen Kolben. Nehmen wir nun dieselben Maiskörner, die in enger Aussaat auf unseren Feldern Pflanzen ohne weibliche Ähren liefern, und säen diese — einerlei ob von der weissen oder der roten Maisform — an sonnige Plätze einzeln im Frühjahr aus und sorgen für reichliche Ernährung der Pflanzen, so erhalten wir auch hier die schönsten Kolben, deren völlige Reife allerdings nicht immer erreicht wird. Ziehen wir aber die Pflanze an Plätzen, an denen die Sonnenstrahlung nicht reichlich genug wirkt, so unterbleibt wiederum trotz besten Bodens die Ausbildung der weiblichen Organe bei guter Entfaltung der männlichen Rispe, aus der wir den reifen Blütenstaub austreten sehen. Nehmen wir eine solche Pflanze und eine andere in Dichtsaat erwachsene von unseren Feldern. Wir entfernen vorsichtig die langen Blattscheiden bis wir die Knoten erreichen; auch bei diesen Pflanzen finden wir nun die winzigen, ca. 1 cm grossen, platten Anlagen der weiblichen Organe mit den Hüllblättern den Knoten der Sprossachse anliegend, sie blieben aber unentwickelt.

Diese Beobachtungen bei dem Mais wurden wohl zuerst von K. Müller und Cugini in der Literatur erwähnt (s. Strassburger Biol. Centralbl. 1900, S. 778); sie sind durch Zucht im eignen Garten unter günstigen und ungünstigen Bedingungen leicht zu bestätigen, sodass also Experiment und Beobachtung hier zu erfreulicher Übereinstimmung führen.

Was lernen wir nun aus diesen verschiedenen Beobachtungen? Wir erkennen ohne weiteres, dass schlechte Ernährung der monöcischen Maispflanze die Ausbildung der weiblichen Geschlechtszellen, wie bei

vielen Cryptogamen, verhindert oder unterdrückt, während die männlichen Geschlechtszellen sich normal ausbilden.

Es besteht aber ein gradueller Unterschied gegenüber dem Verhalten der monöcischen Kryptogamen. Bei diesen kommt es in ausgesprochenen Fällen überhaupt nicht zur Entwicklung weiblicher Zellen, während bei der Maispflanze diese Zellen zwar in der Anlage vorhanden sind, jedoch infolge des ungenügenden Ernährungszustandes der Pflanze unentwickelt bleiben.

Wenden wir uns zu den Dicotyledonen, so finden wir bei monöcischen Pflanzen in der Wassermelone ein häufig zitiertes Beispiel. Bei dieser treten die weiblichen Blüten erst an älteren Zweigen, die männlichen aber früher auf. Bei schlechter Ernährung unterbleibt deshalb die Bildung weiblicher Blüten, und wir finden ein weiteres Beispiel für die Tatsache, dass in vielen Fällen die Produktion weiblicher Geschlechtszellen einen besseren Ernährungszustand voraussetzt. Auch unter den Phanerogamen mit hermaphroditen Blüten — die meisten Blütenpflanzen haben bekanntlich solche — hat das Experiment nur einen Fall kennen gelehrt, der sich den oben angeführten Fällen anzuschliessen scheint.

Es hat de Vries bei dem Mohn Papaver somniferum polycephalum, wie es scheint, wichtige Resultate erzielt. Diese Form des Mohns besitzt die Eigenschaft, unter Umständen die innersten, der grossen Fruchtanlage zunächstliegenden Staubgefässe, also die männlichen Organe, in weibliche umzuwandeln, d. h. statt der innersten Staubblätter Fruchtblätter (Carpelle), also weibliche Organe, zu bilden. De Vries stellt fest, dass diese Bildung von Nebencarpellen von der Ernährung der Pflanze abhängig ist: sie tritt bei guter Ernährung ein, während bei schlechter Ernährung die betreffenden Anlagen zu männlichen Organen werden. Dazu kam das interessante Resultat, dass durch geeignete Zuchtwahl die bei gut und bei schlecht ernährten Pflanzen erworbenen Eigenschaften vererbt werden können.

Am nächsten lag es ursprünglich für den, der sich mit der Frage nach den Ursachen der Bildung männlicher und weiblicher Geschlechtscharaktere beschäftigte, die diöcischen Phanerogamen zu wählen, bei denen wir also männliche und weibliche Indivi-

duen finden, wie bei den meisten Tieren und dem Menschen. Zu den bekanntesten dieser Pflanzen gehören das gemeine Unkraut, Bingelkraut (Mercurialis annua), der Spinat (Spinacia oleracea), der Hanf (Cannabis sativa) u. v. a. Hier war die erste Frage die, ob das Geschlecht bereits in dem Samenkorn, oder dem jungen Embryo der Pflanze vorgebildet sei oder durch verschiedenartige Zuchtbedingungen des ausgesäten Samens noch in bestimmter Weise beeinflusst werden könne. In dieser Hinsicht sind schon viele Versuche angestellt worden, und manche Autoren haben geglaubt, hier bei den diöcischen Phanerogamen Erfolge erzielt zu haben. Die ausgedehntesten Versuche sind ältere von Heyer 1884 in Halle gemachte und in den letzten Jahren von Strassburger angestellte. Das Resultat dieser nunmehr als entscheidend zu betrachtenden Versuche ist vollkommen negativ ausgefallen. Schon die Versuche von Heyer hatten überzeugend dargetan, dass eine Beeinflussung des in der Natur bestehenden, normalen Geschlechtsverhältnisses bei den diöcischen Pflanzen nicht möglich ist.

Strassburger stellte entsprechende Versuche mit Cannabis und den Caryophyllaceen Melandrium album und rubrum, auch unter dem Namen Lychnis dioica bekannt, an. Die letztere nimmt noch insofern eine Sonderstellung ein, als die weiblichen Exemplare der auf unseren Wiesen gemeinen Pflanze an der Basis des Fruchtknotens die Anlage von Staubblättern, also männlicher Geschlechtsorgane, in rudimentärer Form, die mit der Lupe leicht sichtbar sind, besitzen. Es ergab sich, dass weder starke Beschattung der Zuchtpflanzen, noch verschiedenartige Qualität des Bodens irgendwie geschlechtsbestimmend wirkte. Die in der Natur festgestellte Verhältniszahl von männlichen und weiblichen Pflanzen wurde in keiner Weise modifiziert. Ich schalte hier ein, dass ich in den beiden Sommern 1900 und 1901 mit Spinacia oleracea eine ganze Anzahl von Versuchen anstellte, aus denen sich ergab, dass weder mangelhafte Belichtung, noch Dichtsaat, noch schlechter Boden einen merkbaren Einfluss auf die Geschlechtsbildung besassen, sodass man durchaus überzeugt wird, dass über das Geschlecht bereits in dem Samenkorn entschieden ist.

Auf Grund dieser jahrelang fortgesetzten eigenen Beobachtungen und denen anderer Forscher kommt Strassburger

zu dem Resultat, dass bei den diöcischen Phanerogamen das Geschlecht bereits in den Geschlechtsprodukten vorgebildet ist und dass keinerlei Einflüsse auf das befruchtete Ei die diesem innewohnende geschlechtliche Tendenz abzuändern vermögen. Der Bonner Botaniker befindet sich in voller Übereinstimmung mit E. Pflüger, der im Jahre 1882 auf Grund von Versuchen mit Amphibien zu dem Resultat kam, dass kaum Hoffnung sei, das Geschlecht eines bereits reifen Eies experimentell beeinflussen zu können.

Fassen wir die bei den Pflanzen bisher gewonnenen Resultate zusammen: Bei monöcischen Pflanzen gelingt es in vielen Fällen zweifellos, je nach dem Grade der Ernährung der sich entwickelnden Pflanze den männlichen oder den weiblichen Geschlechtscharakter (die Produktion männlicher oder weiblicher Geschlechtszellen) hervorzurufen bezw. zur ausschliesslichen Entfaltung zu bringen, und zwar setzt im allgemeinen die Erzeugung von Eiern einen besseren Ernährungszustand voraus, als diejenige von Spermatozoiden. Dasselbe gilt von den diöcischen Prothallien der Equisetaceen, bei denen die Diöcie jedoch erst relativ wenig fixiert ist und oft monöcische Formen auftreten. Bei den diöcischen Pflanzen jedoch erscheint die Möglichkeit das Geschlecht experimentell in eine bestimmte Richtung zu lenken, bisher völlig ausgeschlossen.

Ob es überhaupt einmal gelingen wird, bei diöcischen Pflanzen durch Variierung der Ernährungsbedingung das Geschlecht der Nachkommenschaft zu beinflussen, erscheint zur Zeit sehr fraglich. Auch bei dem diöcischen Lebermoos, Marchantia polymorpha, das neben geschlechtlicher Fortpflanzung vegetative Vermehrung durch Brutknospen zeigt, gelingt es nicht, durch Ernährungsvariation das Geschlecht zu beeinflussen (s. S. 220).

Wir gehen zu den tierischen Organismen über.

Die angeführten Resultate bei den monözischen Prothallien regen zu Versuchen mit den hermaphroditischen Tieren an. Wir verfügen erst über positive Resultate an einem einzigen Objekt, dem in mehreren Spezies vertretenen Süsswasserpolypen Hydra. Nussbaum fand, dass die in der Regel hermaphroditen Süsswasserpolypen gelegentlich rein männliche oder rein weibliche werden. Er sagt: „Nach meinen bisherigen Ermittelungen scheint

weder Grösse der Aquarien noch das Licht, sondern bloss das Futter auf die Entstehung des Geschlechts der von mir beobachteten Polypen von Einfluss zu sein. Bei reichlichem Futter, wobei nicht allein das absolute Mass des Futters, sondern auch die Zahl der Polypen eine Rolle spielte, entstanden nur Weibchen". In einem an mich gerichteten Briefe vom 31. Dezember 1901 sagt derselbe Forscher weiter: „Ich habe diese Versuche oft wiederholt, aber bis jetzt meine Aufzeichnungen nicht ausführlich publiziert. Wenn ich also später wieder über Polypen und die Entstehung des Geschlechts bei ihnen rede, so geschieht dies auf Grund einer sehr viel grösseren Erfahrung, als zur Zeit wo ich Ende 1892 schon sagte, dass bei reichem Futter nur Weibchen auftreten". Im Jahre 1898 machte Nussbaum in seiner Arbeit über die Parthenogenese bei den Schmetterlingen (S. 464) die Angabe: „Bei den grauen Polypen des süssen Wassers kann das Geschlecht, wie ich gezeigt habe, am fertigen Tier durch Variation der äusseren Bedingungen abgeändert werden. Je nach dem Grade der Ernährung erzeugt derselbe Polyp Eier oder Hoden". Dass eine derartige Beeinflussung bei hermaphroditischen Tieren nicht immer gelingt, lehren die Versuche von Maupas, der bei hermaphroditischen Nematoden durch schlechte Ernährung nur eine Abnahme der Zahl der Eier erzielte.

Diesen, für die Gesamtauffassung unsrer Frage wichtigen Angaben schliessen sich die nicht minder wichtigen von Maupas und Nussbaum an, welche die Entstehung des Geschlechts bei dem Rädertier Hydatina senta betreffen. Hier besteht Trennung der Geschlechter. Nachdem schon vor 50 Jahren Cohn und Leydig die auffallende Tatsache festgestellt hatten, dass bei Hydatina ein Weibchen immer entweder nur männliche oder nur weibliche Nachkommen liefernde Eier legt, konnte Maupas zuerst auffinden, dass die Zeit, zu welcher über diese Eigenschaft des Weibchens entschieden wird, diejenige der Bildung des Eies ist, aus welchem das betreffende eilegende Weibchen hervorgeht. Um diese Zeit befindet sich das sich bildende Ei gleichsam noch in geschlechtlich indifferentem Zustand.

Die Temperatur entscheidet nach Maupas' ursprünglicher Angabe darüber, welchen sexuellen Zustand das Ei dauernd annimmt. Setzt man die sich entwickelnden Weibchen einer

Temperatur von ca. 15° aus, so legen die Weibchen später nur weibliche Eier; ist die Temperatur relativ hoch — über 25°, — so bilden sich nur männliche Eier aus.

Diese Entdeckung von Maupas wurde von Nussbaum aufgenommen, bestätigt und in gewisser Weise berichtigt. Es ist zu unterscheiden zwischen unbefruchteten, im Sommer lebenden und befruchteten, im Herbst auftretenden Weibchen. Die unbefruchteten Weibchen legen parthenogenetisch entweder männliche oder weibliche Eier — weichschalige Sommereier. Die befruchteten Weibchen dagegen legen hartschalige Winter- oder Dauereier; sie liefern nur weibliche Individuen. Wenn auch im allgemeinen als Regel gilt, dass die kleinen, darmlosen und kurzlebigen Männchen aus kleineren, die grösseren mit Verdauungskanal ausgestatteten und länger lebenden Weibchen aus grösseren Eiern hervorgehen, so ist es doch nicht möglich, mit Sicherheit aus der Grösse der Eier das Geschlecht vorherzusagen, denn ein und dasselbe Tier legt Eier, deren Grösse in gewissen Grenzen schwankt. Nussbaum bestätigte zwar die tatsächlichen Angaben von Maupas über die Einwirkung der Temperatur, zeigte aber, dass es die Ernährung ist, welche in erster Linie das Geschlecht bestimmt. Bei guter Ernährung der sich entwickelnden Weibchen legen diese später nur weibliche, bei schlechter dagegen nur männliche Eier. Die Angaben von Maupas erklären sich so, dass die betreffenden Kolonien hungerten. Ich erlaube mir hier einen Teil aus dem oben bereits genannten Briefe Nussbaums wiederzugeben, der die Tatsachen besonders klar zum Ausdruck bringt: „Ich habe gezeigt, dass wenn bei hoher Temperatur immer nur wenige Weibchen in den kleinen Aquarien gezüchtet werden, nie Männchen auftreten, dass aber, sobald infolge der hohen Temperatur in den kleinen Aquarien die Zahl der Weibchen sich schnell vermehrt, Hunger eintritt und mit ihm die Männchen erscheinen. Besonders wichtig ist auch der Nachweis, dass der Hunger nur zu einer ganz bestimmten und zwar sehr kurzen Zeit geschlechtsbestimmend wirken kann, vorher nicht und nachher auch nicht. Der Hunger muss also zu einer ganz bestimmten Phase der Geschlechtsdrüsenentwicklung als Faktor verwertet werden, wenn er geschlechtsbestimmend wirken soll.“ Zum Schluss seiner Arbeit über Hydatina präzisiert Nussbaum den Stand der

Frage folgendermassen: „Ein eingehenderes Studium der Veränderungen in den Geschlechtszellen der Hydatina kann dahin führen, den Zeitpunkt genau zu ermitteln, wo durch dieselbe Variation in der Ernährung, wie bei den Rotatorien, auch bei anderen Tieren das Geschlecht durch das Experiment willkürlich zu erzeugen ist. Es muss sich dann zeigen, dass es sich bei allen Geschöpfen, wie bei den Rotatorien, um einen schnell vorübergehenden Zustand handelt, der durch den äussern Eingriff in die eine oder andere Bahn übergeleitet wird. Alle Einwirkungen vor und nach der histologisch und zeitlich genau definierten Entwicklungsstufe werden auf die Ausprägung des Geschlechts ohne Erfolg bleiben. Die nächste Aufgabe ist somit eine rein histologische."

Die Maupas-Nussbaum'schen Erfahrungen an Hydatina haben noch, was ich besonders hervorheben möchte, in einer anderen, hier nicht unmittelbar in Betracht kommenden Beziehung eine grosse Bedeutung. Denn es ist hier zum erstenmal gelungen, durch Variierung äusserer Bedingungen, das Ei während seiner Bildungsperiode im Sinne einer ganz bestimmten späteren Entwicklungsrichtung zu beeinflussen. Soll der Organismus in der von dem Experimentator gewünschten Weise entweder als das kleine, relativ mangelhaft entwickelte darmlose Männchen, oder als das höher organisierte Weibchen in die Erscheinung treten, so ist dies dem Experimentator nur durch Einwirkung auf den den vielzelligen Organismus bildenden einzelligen Elementarorganismus zur Zeit der Bildungszeit desselben möglich.

Zwischen den bisherigen experimentellen Resultaten an Pflanzen und denen an Hydra und Hydatina besteht die volle Übereinstimmung, dass allgemein die schlechtere Ernährung nur die Bildung des männlichen Geschlechts zulässt, während die des weiblichen einen besseren Ernährungsgrad verlangt. Es erscheint fast selbstverständlich, dass es bei Hydatina nicht, wie bei Hydra, Zea Maïs und bei Kryptogamen gelingt, das Geschlecht der Versuchsobjekte zu beeinflussen, da in diesen schon zu Beginn der Entwicklung über das zukünftige Geschlecht entschieden ist und der indifferente Zustand, der noch das Zustandekommen beider Geschlechter ermöglicht, bis in die Zeit der Bildung der Eizelle zurückreicht. Fassen wir kurz das, was die wichtigen

Hydatina-Versuche uns kennen gelehrt haben, zusammen, so gilt für diese Spezies folgendes:

1. Über das Geschlecht wird in dem sich bildenden Ei innerhalb des Eierstocks entschieden, und die Befruchtung ist ohne Einfluss.
2. Das bereits gelegte Ei kann durch keinerlei äussere Einflüsse in seinem sexuellen Charakter verändert werden.
3. Schlechtere Ernährung der Eizellen lässt aus diesen männliche, gute Ernährung weibliche Individuen hervorgehen.
4. Die Dichtsaat der Prothallien von Equisetum und von Zea Maïs ist direkt der Überfüllung eines Aquariums mit Hydatinen an die Seite zu stellen. In beiden Fällen tritt Nahrungsmangel ein, der nur die Ausbildung männlicher Geschlechtszellen zulässt.

Die Nussbaum'schen Versuche wurden durch Lenssen bestätigt. Ausser den Versuchen von Hydra und Hydatina liegt noch eine ganze Anzahl meist älterer Versuche vor, die sich in ihren Resultaten direkt an die erstgenannten anreihen, jedoch, zum Teil wenigstens, der Nachuntersuchung bedürftig erscheinen. Diese Versuche sind von Lenhossek ausführlich zusammengestellt und besprochen worden. So kann ich mich kurz fassen: Nachdem schon vor 90 Jahren Ryder die Abhängigkeit des Auftretens weiblicher oder männlicher Individuen bei den Aphiden von guter oder schlechter Ernährung nachgewiesen hatte, hat Landois am 6. Mai 1864 Siebold brieflich mitgeteilt, dass es ihm gelungen sei, bei allmählich einwirkender Kälte und beim Absterben der Nahrungspflanzen die lebendig gebärenden Blattläuse (die sogenannten Ammen) zum Verschwinden und dafür die geschlechtliche, aus Männchen und eilegenden Weibchen bestehende Generation zum Auftreten zu bringen. Leydig sprach sich für das allgemeine Vorhandensein dieser Tatsache bei denjenigen Athropoden aus, die als cyclische, weibliche Sommer- und zweigeschlechtige Herbstgenerationen auftreten.

Der Einwand Weismanns, dass bei den Daphniden das Auftreten der Männchen im Herbst nicht durch Nahrungsmangel bedingt sein kann, weil gerade um diese Zeit die Tümpel die reichlichste Nahrung an Rädertieren, Infusorien usw. aufweisen, fällt allerdings zunächst ins Gewicht; doch legt er, nachdem einmal experimentell

der Einfluss mangelhafter Nahrungszufuhr im Sinne der Männchenerzeugung zweifellos nachgewiesen ist, die Auffassung nahe, dass es sich bei dem Auftreten der zweigeschlechtigen Herbstgeneration nicht um Nahrungsmangel, sondern um eine, durch die unterhalb des Temperaturoptimum der Tiere liegende niedere Temperatur bedingte, verminderte Nahrungsaufnahme handelt, die der Experimentator durch ungenügende Nahrungszufuhr erreicht. In gleicher Weise führt verminderte Nahrungsaufnahme bezw. Assimilation zur Männchenbildung, sobald die Daphniden einer oberhalb ihres Temperaturoptimum liegenden — also zu hohen Temperatur, z. B. bei dem Austrocknen der Pfützen in heisser Sommerzeit — (Kurz) ausgesetzt sind. Bei Wiederaufnahme der Versuche an den Wirbellosen hat man in Zukunft für jede einzelne Art das betreffende Temperaturoptimum des Stoffumsatzes festzustellen, das, wie sich aus Weismanns reichhaltigem Material ableiten lässt, z. B. auch für die einzelnen Daphnidenarten verschieden ist. Es wird sich dann zeigen, dass die parthenogenetischen Weibchengenerationen zur Zeit der im Temperaturoptimum erfolgenden Nahrungsaufnahme entstehen und unter Aufrechterhaltung dieser Bedingungen bestehen bleiben können, während die Männchen ausser dem Bereich jener günstigsten Bedingungen auftreten. Dass Schädigung des normalen Stoffumsatzes bei Daphniden zu Männchenbildung führt, lehrten auch die Versuche von Schmankewitsch, der durch Erhöhung des Salzgehaltes des Wassers Männchenbildung erzielte.

Auch bei den Wirbeltieren bis hinauf zum Menschen fehlt es bekanntlich nicht an Versuchen, durch die Art der Ernährung die Geschlechtsbildung zu beeinflussen. Die bisherigen Versuche haben hier, wo es sich ja mit wenigen Ausnahmen — einigen Fischen — um getrennt-geschlechtliche Organismen handelt, jedoch trotz mancher gegenteiligen Behauptungen bisher nichts positives zu Tage gefördert. Die Forschung ist auf denselben dunklen Pfaden gewandelt, wie bei der Prüfung des Einflusses verschiedener Ernährung auf die Geschlechtsbildung der diöcischen Angiospermen. Und hier wie dort müssen wir daran festhalten, dass bis heute das Ergebnis durchaus negativ ist. Durch meine weiter unten mitzuteilenden Versuche an Mäusen werden wir vollends in dieser Auffassung bestärkt. Für die Frösche hat bereits Pflüger nachgewiesen, dass ungünstige Ernährungs-

bedingungen der Larven bis zur Verwandlung keine Änderung des normalen Geschlechtsverhältnisses zur Folge haben. Vor kurzem hat Cuénot dies vollständig bestätigt, indem er nachwies, dass weder verschiedenartige noch mangelhafte Ernährung von irgend einem Einfluss auf das Geschlechtsverhältnis sind. Die vornehmlich von Ploss für den Menschen und von Wilkens für Haussäugetiere aufgestellte Behauptung, dass schlechte Ernährung der Mutter eine Mehrproduktion von männlichen Nachkommen begünstige, ist von Lenhossek derart kritisiert worden, dass ich mich ihm völlig anschliesse. Auch Schenks Theorie ist von demselben Forscher ausführlich besprochen, und hat Lenhossek sehr richtig die zwischen beiden Veröffentlichungen Schenks bestehende ausgesprochene „Dissonanz" hervorgehoben. Sie charakterisiert in der Tat die ganze Theorie.

In dem historischen Teil seines ersten Buches (Einfluss auf das Geschlechtsverhältnis, Magdeburg 1898) spielt die unbewiesene Thury'sche Theorie, dass weniger reife Eier weibliche, weniger vollendete, ältere ausgereifte Eier männliche Individuen liefern sollen, eine Hauptrolle. In dem zweiten Hauptteil wird dann als Tatsache hingestellt, dass bessere Ernährung des Weibes eher zu weiblicher Nachkommenschaft verhilft. Die Möglichkeit eines Einflusses des männlichen Erzeugers wird ganz ausgeschlossen, ohne sie zu erörtern. Nachdem Schenk dann dargetan, dass eine erhöhte Zuckerausscheidung im Harn einem schlechten Ernährungszustand entspricht, nimmt der Leser nach obigem unwillkürlich an, dass Frauen mit erhöhter Zuckerausscheidung, also mehr oder weniger unvollkommener Ernährung, zur Knabenerzeugung verwendet werden sollen. Statt dessen wird aber weiter gesagt, dass wir von einem minder gut genährtem Weib ein Mädchen — eben „nur" ein Mädchen, — von einem gut genährten Weib dagegen einen Knaben zu erwarten hätten. Also hinweg mit dem Zucker aus dem Harn, wenn dein Herz nach einem Buben steht! Da ausserdem die meisten Frauen mit männlichen Nachkommen mehr reduzierende Substanzen im Harn enthalten sollen, als die mit weiblichen Nachkommen, so muss man, falls ein Knabe erwünscht, dafür sorgen, dass der Harn des Weibes reich an jenen Substanzen wird. Das Weib bekommt nun vor der Begattung möglichst viel eiweissreiche Kost und möglichst wenig Kohlehydrate, denn so kann sie in eine Lebensphase erlangen, wo sie dem Manne gegenüber geschlechtlich überlegen wird, um nach dem Gesetze der Lehre von der gekreuzten Vererbung des Geschlechtes einen männlichen Nachkommen zur Welt zu bringen.

Ich muss auch noch auf das drei Jahre später erschienene „Lehrbuch der Geschlechtsbestimmung" eingehen. Die vielen Angaben von der günstigen Wirkung mangelhafter Ernährung auf die Männchenerzeugung haben auf den Autor nun entscheidend eingewirkt: Bei der Frau muss zur Erzeugung von Knaben eine Unterernährung stattfinden, die zu Eiweisszerfall

und Abnahme des Körpergewichts führen muss. Dann kann der geschlechtliche Verkehr eingeleitet werden. Es wird also wieder vorwiegend stickstoffhaltige Nahrung gegeben, denn alles hängt jetzt von dem „wichtigsten Faktor der Nitrogenbestimmung im Urin“ ab. Doch . . . . es gibt auch noch Geheimpastillen. — So können sich nur männliche Eier bilden, oder weibliche werden wieder zu männlichen „umgestaltet.“ Und wenn es sich auch immer nur um Beeinflussung der noch nicht befruchteten Eier handeln kann, so werden gleichwohl die Ernährungsvorschriften für das Weib auch noch auf die ersten Schwangerschaftsmonate ausgedehnt. Bei alledem kann es nicht Wunder nehmen, wenn Schenks Verfahren von den Fachgenossen nicht nur verurteilt, sondern auch einfach ignoriert wird.

Die folgenden an Mäusen angestellten Versuche bezweckten einfach, zunächst eine eigene Anschauung über den Einfluss verschiedenartiger Ernährung auf die Geschlechtstätigkeit zu gewinnen und dann die Frage nach einem etwaigen Einfluss von geringer und verschiedenartiger Nahrungszufuhr auf das Geschlecht der Nachkommen zu prüfen.

In fast allen Versuchen wurde, um gegebenen Falles möglichst frühzeitig auf die Geschlechtsprodukte einzuwirken, die modifizierte Ernährung schon in dem Augenblicke begonnen, wo die Tiere im allgemeinen sich selbst ernähren, also im Alter von 3 Wochen, ausgehend von dem Gedanken, dass, wenn überhaupt eine Beeinflussung möglich, diese voraussichtlich sich um so mehr geltend machen müsste, je früher sie die Tiere trifft.

I. Hungerversuche.

1. Versuch.

Der erste von mir gemachte Versuch begann am 14. Mai 1900 und dauerte bis zum 11. September 1900. Die verwendeten Mäuse waren Ende März 1900 geboren und bis zum Beginn des Versuches gut genährt worden. Sie wurden also im Alter von 6—7 Wochen zur Hungerkur verurteilt. Die Nahrung bestand ausschliesslich aus Hafer und Wasser. Als Minimalmass ergab sich für den Tag 2 gr Hafer für jede Maus. Gibt man noch weniger — ich ging bis zu 1 gr — so besteht Gefahr des Verhungerns. Auch bei 2 Gramm pro Kopf tritt im Anfang der Kur leicht Schlappheit ein. Solche Mäuse entnahm ich sofort dem Zuchtbehälter und setzte sie in eine flache Schale, deren Boden ca. 1 mm hoch mit Milch bedeckt war, unter eine Glasglocke. Nach einigen Stunden erholen sie sich regelmässig.

wenn man die Zucht 2—3 mal am Tag kontrolliert, und bald tritt Gewöhnung an die Kur ein. Wasser wurde täglich frisch und reichlich gegeben. Die Tiere blieben bedeutend an Grösse hinter gleichaltrigen, gut genährten Mäusen zurück; neun von ihnen wogen (in Gramm ausgedrückt) am 3. Juli: Männchen: 5,5, 7,5, 8,5, 11,0 13,0; Weibchen: 9,0, 9,0, 10,0, 12,5. Eine Gewichtszunahme war seit Beginn der Hungerkur nicht zu verzeichnen, die meisten Mäuse waren, obwohl nun über 3 Monate alt, unter dem Durchschnittsgewicht sechswöchentlicher Mäuse. Neun zum Vergleich beliebig gewählte, gut genährte Mäuse, die gleichfalls Ende März geboren waren, zeigten an jenem Tage (dem 3. Juli) folgende Gewichtszahlen (in Grammen): Männchen: 15,0, 17,0, 17,0, 17,5; Weibchen (nicht trächtig): 15,0, 16,0, 16,0, 16,5, 16,8.

Am 4. Juli wurde das schwächste Männchen, dessen Gewicht von 5,5 gr ungefähr dem Durchschnittsgewicht einer 14 tägigen Maus entsprach, durch Narkose getötet. Der sehr kleine Hoden zeigte im mikroskopischen Zerzupfungsapparat vereinzelte, munter umherschwimmende Spermatozoen. Trotz des sehr schlechten Ernährungszustandes war also die Geschlechtsreife der Böcke eingetreten. Am 31. Juli, zu einer Zeit, in der bei guter Ernährung jene Mäuse schon zum zweitenmal hätten trächtig sein können, hob ich die 2½ monatliche Hungerkur auf, um nach nun eingetretener guter Ernährung (Hafer, Schwarzbrot, kondensierte Milch), Trächtigkeit zu ermöglichen und zu sehen, ob irgend ein Einfluss auf das Geschlecht der Geburten erkennbar sei. Bei dem am 31. Juli vorliegenden Ernährungszustand und geringen Gewicht der Weibchen war nach meinen Gewichtstabellen überhaupt niemals Trächtigkeit zu erwarten. Am 7. September warf das erste Weibchen 5 Junge, von denen 3 männlich und 2 weiblich waren. Am 11. September erfolgte die Erstgeburt eines zweiten Weibchens: von 3 Jungen waren 2 weiblich, 1 männlich. Das Resultat war also negativ.

2. Versuch.

Dieser Versuch erstreckt sich über eine bedeutend längere Zeit, als der erste. Die ihm dienenden Mäuse waren alle im Mai 1900 geboren: der Versuch dauerte bis zum 16. August 1901. Es handelte sich um 2 Zuchtkästen: der eine enthielt 3 Männchen

und 6 Weibchen, der andere 3 Männchen und 5 Weibchen. Die Fütterung begann im Alter von 4 Wochen mit 3 gr Hafer täglich für jedes Tier und täglich frischem Wasser. Die Widerstandsfähigkeit der Mäuse war, wie bei allen diesen Versuchen sehr verschieden; diejenigen, die am wenigsten zunehmen, werden zugleich sehr dünnpelzig. Als im Oktober noch keine Aussicht auf Trächtigkeit bestand, das Gewicht der Tiere auch derart war, dass in absehbarer Zeit keine Zeugung erwartet werden konnte, wurde unter Kontrolle der Gewichtszunahme alle 2 Tage in jeden Behälter eine Schwarzbrotkruste gegeben. Die Tiere nahmen nun langsam besser zu, und im November hatten die ersten Weibchen das Gewicht von 15 gr erreicht, das nach meinen Erfahrungen das Weibchen zum Zweck der Zeugung erreicht haben muss. Die Zuchten der beiden Behälter bestanden nun im ganzen aus 7 Weibchen und 3 Männchen. Sie wurden in einem Kasten vereinigt. Infolge der schlechten Ernährung waren sie derart in ihrer Geschlechtsfunktion behindert worden, dass jedes Weibchen unter normalen Verhältnissen schon viermal hätte werfen können. Die Ernährung wurde nun immer in derselben Weise fortgesetzt; für Kopulationsgelegenheit war reichlich gesorgt. Sie trat ein. Wie gewöhnlich wurde jedes trächtige Weibchen in einem besonderen Geburtskasten isoliert; meist kamen die Weibchen nach der Geburt sofort in den Zuchtbehälter zurück. Nur in einigen Fällen wurden sie zur Aufzucht des Wurfs benutzt und während dieser Zeit besser gefüttert, da sie sonst die Jungen vernachlässigt hätten. Die Erstgeburten erfolgten im 7., 8., 9., 11. und 14. Lebensmonat; bei einem Weibchen trat überhaupt keine Schwangerschaft ein. Es ist also über die Geburten von 6 Hungerweibchen (bis zum Abschluss der Versuche im August 1901) zu berichten.

Weibchen	Geburtsdatum	Verhältnis:	
		männlich	weiblich
1	15. XI. 1900.	6	3
	16. XII.	5	3
	5. I. 1901.	2	5
	18. II.	4	1
	12. III.	4	2
	18. IV.	2	5
	11. VI.	Wurf angefressen	

Weibchen	Geburts-datum	Verhältnis:	
		männlich	weiblich
2	16. XI. 1900.	0	3
	10. XII.	3	3
	15. I. 1901.	3	2
	26. IV.	0	5
3	30. XII. 1901.	1	4
	12. III. 1901.	1	5
	26. IV.	3	2
4	28. I. 1901.	2	1
5	24. III. 1901.	Wurf angefressen	
	27. VI.	2	2
6	8. VI. 1901.	4	2

Man sieht ohne weiteres, dass nicht nur vorwiegend männliche und vorwiegend weibliche Würfe vorkommen, sondern dass auch das eine Weibchen insgesamt mehr männliche, das andere mehr weibliche Nachkommen erzeugte.

Die Gesamtzahl der geborenen Männchen dieser Hungertiere betrug 42, die der Weibchen 48. Nach alledem ist der Erfolg des Versuches auch hier ein völlig negativer.

3. Versuch.

Da die Inzucht die Entstehung männlicher Nachkommen begünstigen sollte und zugleich bei den niederen Tieren und Pflanzen Beweise dafür vorlagen, dass der schlechte Ernährungszustand des weiblichen Erzeugers die Entstehung des männlichen Geschlechtscharakters bevorzugt, so lag es nahe zu prüfen, ob durch Kombination von Inzucht und schlechter Ernährung ein Einfluss auf die Erzeuger im Sinne männlicher Nachkommenschaft möglich sei. Nach den bisher mitgeteilten negativen Versuchen 1 und 2 über den Einfluss schlechter Ernährung, sowie den gleichfalls negativen über Inzucht wird jetzt der Leser solchen Kombinationsversuch freilich für ziemlich überflüssig halten. Doch lag das negative Resultat zur Zeit dieses 3. Versuches noch nicht vor. Nun also kann ich mich ganz kurz fassen. Zur Verwendung kam ein vom 15. Mai stammender Wurf, der aus fünf Weibchen und einem Männchen bestand. Die Hungerkur begann im Alter von $3^1/_2$ Wochen. Nach 6 Monaten war das Gewicht der zeugungsfähigen Mäuse noch nicht erreicht. Es wurden nun der bisherigen Haferfütterung (2 gr für jede

Maus täglich) jeden zweiten Tag noch Schwarzbrotkruste hinzugefügt. Nach 7 Monaten war das Gewicht normal genährter 3 monatlicher Mäuse erreicht, und nun (im November) begannen die Geburten.

Von Weibchen 1 stammten bis zum 12. Juni 1901 in 5 Geburten 14 Männchen und 11 Weibchen. Weibchen 2 gebar bis zum 11. Juni in 5 Geburten 14 Männchen und 13 Weibchen. Weibchen 3 lieferte bis zum 28. Mai in 6 Geburten 28 Männchen und 22 Weibchen. Weibchen 4 lieferte bis zum 15. Februar 1901 in 2 Geburten 2 Männchen und 7 Weibchen. Von Weibchen 5 erhielt ich bis zum 16. August 1901 in 5 Geburten 13 Männchen und 13 Weibchen.

Die Gesamtzahl der Jungen dieser Hunger-Inzuchtfamilie betrug also 71 Männchen und 66 Weibchen. Das Resultat war also negativ.

4. Versuch.

Nachdem ich während der mitgeteilten Versuche bemerkt hatte, dass von einer willkürlichen Beeinflussung des Geschlechts bei der Maus durch schlechte Ernährung der Eltern keine Rede sein konnte, ging ich bei dem 4. Versuch von folgender Überlegung aus. Wenn das Geschlecht der Nachkommen bei den Säugern und dem Menschen durch eine bereits im Momente der Befruchtung, d. h. zur Zeit der eingetretenen Reife der Geschlechtsprodukte in der Eizelle oder der Samenzelle (Spermatozoon) oder beiden vorhandene und fest fixierte Anlage bestimmt ist, so muss sich die geschlechtliche Tendenz der Geschlechtsprodukte naturgemäss während der Entwicklung der Keimzellen ausbilden. Diese beginnt aber bereits in früher Embryonalperiode der Erzeuger, in welcher diese noch im Mutterleibe verweilen. Die erste Bildung der Eizellen und der Samenmutterzellen erfolgt also innerhalb des grossmütterlichen Organismus. Wenn also über das Geschlecht bereits in der Eizelle während der Bildungsperiode entschieden wird, so muss bei Säugern das Experiment den intrauterin lebenden weiblichen Embryo zu beeinflussen suchen. Ein Versuch durch Einwirkung auf den Ernährungszustand der vorvorigen Generation auf die geschlechtliche Tendenz der Geschlechtsprodukte einzuwirken, ist also von vornherein nicht von der Hand zu weisen, denn er hat eine handgreifliche morphologische Grundlage.

Um von diesem Gesichtspunkte aus zu prüfen, ob ein Einfluss des schlechten Ernährungszustandes der Grossmutter auf das Geschlecht der Enkelkinder bestehe, zog ich die von zwei der Hungerweibchen des vorigen Versuches (3) stammenden Erstgeburten, die erst im 7. Lebensmonat, statt normalerweise im 3. Monat, erfolgt waren, auf, und zwar bei Hafer — Wasser — und spärlicher Brotfütterung. Die Würfe stammten aus dem Dezember 1900. Es handelt sich um 7 Weibchen und 2 Männchen. Die Geburten erfolgten von Mai 1901—August 1901. Es warfen:

Weibchen	1	in	2	Geburten	4	Männchen	und	5	Weibchen.
„	2	„	2	„	7	„	„	3	„
„	3	„	3	„	11	„	„	7	„
„	4	„	3	„	3	„	„	5	„
„	5	„	2	„	6	„	„	5	„
„	6	„	2	„	5	„	„	7	„

Weibchen 7 blieb bis zum 30. August 1901 steril. Der Erfolg mit 36 männlichen und 32 weiblichen Nachkommen lehrte, dass eine Beeinflussung in obigem Sinne nicht stattgefunden hatte.

5. Versuch.

Gleichzeitig mit dem vorigen Versuche lief der folgende, der von demselben Gesichtspunkte aus unternommen wurde. Es waren in einem Zuchtbehälter zwei Erstlings-Würfe zweier Versuchsweibchen von Versuch 3 isoliert, die nach Aufzucht durch die schlecht genährte Mutter im Dezember 1900 bei mässiger Ernährung weiter gezüchtet wurden. Infolgedessen traten die ersten Erstgeburten erst im Mai 1901 ein. Es warfen bis zum 9. August 1901:

Weibchen	1	in	2	Würfen	4	Männchen	und	4	Weibchen.
„	2	„	3	„	6	„	„	5	„
„	3	„	2	„	7	„	„	7	„
„	4	„	2	„	3	„	„	12	„

Die Gesamtzahl betrug 20 Männchen und 28 Weibchen. Addiert man dies Resultat zu dem von Versuch 4, so erhält man 56 Männchen und 60 Weibchen. Das Gesamtresultat ist also negativ.

Im Hinblick auf die positiven Versuche von Maupas und Nussbaum an Hydatina und diese negativen von mir bei Mäusen, durch Einwirkung auf die in erster Entwickelung begriffenen

Ovarien das Geschlecht der Nachkommenschaft zu bestimmen, erscheinen die Versuche von Strassburger von Interesse, der die Nachkommen solcher Melandrien prüfte, die teils von in sehr gute Gartenerde ausgesäeten, teils von solchen Pflanzen stammten, die in reinem Sand gezüchtet waren. Der Erfolg war immer durchaus negativ, einerlei ob die Bestäubungen zwischen den auf gutem Boden gewachsenen kräftigen Pflanzen, zwischen den auf Sand herangezogenen schwächlichen Exemplaren oder wechselseitig vorgenommen worden waren. Gleiche Resultate hatten Fisch mit Cannabis und Heyer mit Mercurialis annua erhalten.

6. Versuch.

1. Nach den Angaben von Haustierzüchtern (Felloir, Fiquet, Herz) gehen aus der Paarung von schlecht genährten männlichen Tieren mit gut genährten Weibchen vorwiegend männliche Nachkommen hervor, während für die Weibchenerzeugnng das Umgekehrte gilt. Der bei der Begattung stärkere Erzeuger soll das ihm entgegengesetzte Geschlecht übertragen.
2. Schlechte Ernährung der Frucht soll die Erzeugung der männlichen, gute die des weiblichen Geschlechts - begünstigen.

Um diese Angaben zu kontrollieren, kombinierte ich diese beiden Angaben zur Grundlage des folgenden Versuches. Nachdem eine grössere Anzahl — 14 — gutgenährter Weibchen mit gleichfalls guten Männchen erfolgreich gepaart waren, wurde jedesmal das Geschlecht der Geburten notiert. Sie sind in der Tabelle mit Geburt 1 bezeichnet. Darauf kamen diese wohlgenährten Weibchen, wie immer mit Marke versehen, sofort unter Entfernung der Jungen in einen der Zuchtbehälter, in welchen sich die zu anderen Hungerversuchen benutzten schlecht genährten Männchen befanden. Die Paarung der gutgenährten Weibchen mit den letzteren hätte also nach obiger Angabe das männliche Geschlecht der Nachkommen begünstigen müssen. Indem ich nun bis zum Ende der eingetretenen Trächtigkeit die Weibchen in dem der schlechten Ernährung dienenden Zuchtbehälter liess, wurde zugleich auch die zweite angebliche Bedingung zur Erzeugung männlicher Früchte erfüllt. Das Geschlecht der Jungen hätte also bei der folgenden Geburt — in der Tabelle mit

Geburt 2 bezeichnet — umsomehr männlich ausfallen müssen. Was aber war das Resultat, das ich bei den 14 verwendeten Weibchen erhielt?

Weibchen	Geburt 1		Geburt 2	
	männlich	weiblich	männlich	weiblich
1	5	3	4	2
2	2	4	3	5
3	2	3	3	0
4	3	1	4	2
5	4	2	3	2
6	5	2	3	4
7	3	2	2	4
8	3	2	1	5
9	6	2	2	1
10	2	5	7	2
11	2	1	1	2
12	1	4	1	5
13	3	3	3	1
14	5	2	1	2
Summa	46	36	38	37

Man erkennt sofort, dass der Erfolg durchaus nicht den obigen Angaben entsprach, und demgemäss diesen Angaben mindestens keinerlei allgemeiner Wert zugesprochen werden kann

Die sämtlichen unter verschiedenen Gesichtspunkten angestellten Hungerversuche zeigen also, dass eine Beeinflussung des Geschlechts der Nachkommen durch schlechte Ernährung der Erzeuger oder der Frucht sich bei der Maus bisher als unmöglich erwiesen hat.

II. Versuche mit eiweissarmer und mit eiweissreicher Nahrung.

1. Die Wirkung der eiweissarmen Kost.

A. Versuche durch Verabreichung von gekochten Kartoffeln neben häufigeren Speckgaben das Stickstoffbedürfnis noch zu befriedigen, schlugen, obwohl die Nahrung in grossen Mengen genommen wurde, fehl. Nach fünfwöchentlicher Fütterung einer grösseren Anzahl noch nicht geschlechtsreifer Mäuse war bei den meisten keine Gewichtszunahme vorhanden. Einige hatten einige Zehntel Gramm zugenommen, andere

ebensoviel abgenommen und waren auch dünnpelzig geworden. Jedenfalls bestand keine Aussicht, die Tiere auf diese Weise bis zur Konzeption zu bringen.

B. Versuche mit Weissbrot- und Wasserfütterung.

a. Drei dreiwöchentliche bisher gesäugte Weibchen ein und desselben Wurfes wurden nach Vereinigung mit einem acht Tage älteren Männchen vom 27. Oktober 1900 an täglich reichlichst mit frischem Weissbrot unter Wasserzugabe ernährt. Die Kost war also eiweiss- und fettarm. Erst Mitte Dezember war eine minimale Gewichtszunahme um einige Zehntel bis 1,5 Gramm zu verzeichnen. Bis Mitte Februar hatte der Bock gut zugenommen und das Gewicht des geschlechtsreifen Tieres erreicht; von den Weibchen sind zwei dünnpelzig geworden, — immer ein Zeichen schlechten Befindens (oder hohen Alters) — alle drei sind noch nicht bei dem Minimalgewicht geschlechtsreifer Mäuse angelangt. Bis Mitte Juni erhielt ich von zwei Mäusen in vier Geburten im ganzen zehn Männchen und sieben Weibchen.

b. Ein zweiter Versuch begann mit dreiwöchentlichen Mäusen am 6. Dezember 1900. Es waren drei Weibchen eines Wurfes und ein Männchen eines anderen. Es erfolgte langsame Gewichtszunahme, doch trat im Januar zeitweise Nachhülfe mit Milch ein. Der Bock gedieh auch hier besser, als die Weibchen, bei denen sich allgemein die ungünstige Ernährung anfangs in dünner werdender Behaarung kundgab. Im übrigen erfolgte die Gewichtszunahme schneller, als bei dem ersten Versuche und, obgleich die Bedingungen genau die gleichen waren, war schon — offenbar infolge anderer individueller Anlage — im Februar die Geschlechtsreife eingetreten. Bis zum 17. Mai wurden von allen drei Weibchen zusammen in neun Würfen 18 Männchen und 22 Weibchen geboren.

2. Die Wirkung eiweissreicher Kost.

Zunächst wurden mehrfache Versuche mit Troponernährung gemacht. Tropon, mit Wasser oder Milch zu Brei bezw. zu einer Paste verarbeitet, wird verschmäht und auch bei Hunger nicht genommen. Bessere Resultate erzielt man mit den käuflichen Troponpräparaten der Firma R. Gericke in Potsdam. Troponbiskuits (21% Eiweiss, 60% Kohlehydrate, 15% Fett), werden

gern genommen, doch ist die Ernährung unbequem, da bei dem sehr geringen Wassergehalt des Präparates täglich zweimal Wasser gegeben werden muss. Die Gewichtszunahme der Tiere ist normal. Es kam jedoch darauf an, ein Eiweisspräparat zu finden, das so gern genommen wurde, dass der Kohlehydrat- und Fettgehalt der Nahrung möglichst herabgesetzt werden konnte. Als solches bewährte sich das pflanzliche Aleuronat vortrefflich, das bekanntlich den Hauptbestandteil der von der Firma Gericke in verschiedenster Form hergestellten Diabetikerbrote, Zwiebacke usw., der sogenannten „Porterpräparate" bildet Das Porterbrot (30% Eiweiss, 64% Kohlehydrat und 3% Fett) wird bei gleichzeitiger Darreichung von kondensierter Milch gern genommen. Auf solche Weise von der dritten Lebenswoche an aufgezogene Mäuse liefern bei normaler Gewichtszunahme zu normaler Zeit Nachkommen beiderlei Geschlechts, ohne dass eines bevorzugt wird. Ich bezog dann das Aleuronat direkt. Herr Dr. Lang hier, hatte die Freundlichkeit, den Eiweissgehalt mit 85% zu bestimmen. Mit geringem Butterzusatz und Milch zu einer Paste verarbeitet wird das Aleuronat zwar genommen, jedoch nicht gern, und es ist bei vier Wochen alten Mäusen nach achttägiger Fütterung teils Gewichtsabnahme teils minimale Zunahme vorhanden. Ich liess nun wöchentlich Aleuronatbrot backen, zu dem ich den Teig selbst herstellte. Zu 500 gr. Aleuronat kamen 100 gr. Mehl, 20 gr. Butter, 10 gr. Kochsalz und Milch, soviel erforderlich. Diese Kombination der sehr eiweissreichen Kost war nach verschiedenen Versuchen als diejenige erprobt, welche bei möglichst geringem Kohlehydratgehalt noch gern genommen wurde und eine der normalen Gewichtszunahme ungefähr entsprechende Zunahme ergab Diese Nahrung hatte zur Folge, dass zwar nur in Einzelfällen Konzeption eintrat; die Zahl der Jungen war immer eine geringe, und niemals wurden die Jungen genügend gesäugt, sodass sie bald nach der Geburt zugrunde gingen. Ich erhielt von den Versuchstieren im ganzen 54 Junge, von denen 29 männlich und 26 weiblich waren. Es war also keinerlei Einfluss vorhanden.

Das Ergebnis meiner gesamten Versuche an Mäusen ist demnach, dass es bisher unmöglich erscheint, durch die verschiedenartigsten Versuchsbedingungen das Geschlecht experimentell zu beeinflussen und dass in Übereinstimmung mit den bisherigen Ergebnissen bei Tier und Pflanze — soweit sie überhaupt in

Anrechnung gebracht zu werden verdienen — aller Wahrscheinlichkeit nach bereits in der reifen Eizelle die Entscheidung über das Geschlecht des Organismus getroffen ist.

III.

In dem vorhergehenden zweiten Teile wurde auf grund unserer experimentellen Erfahrungen die an Pflanze und Tier in vielen Fällen erkennbare Tatsache abgeleitet, dass die Produktion der männlichen Fortpflanzungszellen im Vergleich mit derjenigen der weiblichen einer geringeren Leistung des Organismus insofern entspricht, als in den betreffenden Fällen die Bildung der Eier gegenüber der der Spermatozoen einen besseren Ernährungszustand des Erzeugers dieser Elemente voraussetzt, sei es nun, dass der die Fortpflanzungszellen liefernde Organismus ein vielzelliger Hermaphrodit — ein monöcisches Prothallium, ein Süsswasserpolyp — oder erst noch ein einzelliger Elementarorganismus, der die Anlage der Geschlechtszellen gleichsam im Schlummerzustande birgt — eine Eizelle — ist.

In dem nun folgenden dritten Teile soll diese Tatsache durch die Zusammenfassung eines reichlichen Materials von bereits vorliegenden Beobachtungen noch deutlicher gemacht werden.

1. Die jungfräulichen Aphiden, welche parthenogentisch den Sommer über bei reichlicher Nahrung nur Weibchen erzeugen, bilden erst im Herbst mit eingetretenem Nahrungsmangel und bei ungünstigen Temperaturverhältnissen, neben den Weibchen auch Männchen (Sexuparen) (s auch S. 230). Dasselbe ist nach Behr (s. Nussbaum Parthenogenesis bei Schmetterlingen, S. 458) bei Phylloxera vastatrix der Fall. Für die Daphniden hat Kurz nachgewiesen, dass die Männchenproduktion eintritt, wenn das Wasser der Tümpel austrocknet und so zugleich mit ungünstiger Temperatur Nahrungsmangel entsteht. Die Beobachtungen sind von Weismann (Daphniden Nr. VII) als „gewiss ganz richtig“ bezeichnet worden, wenn Weismann auch in der Deutung abweicht. Auch H. Spencer (I, S. 248) hat sich gelegentlich seiner interessanten Ableitung der Genese der geschlechtlichen Fortpflanzung über die Ab-

16*

hängigkeit der Fortpflanzungsart der Daphniden von der Intensität der Ernährung ausgesprochen.

2. Dass in vielen Fällen die schlechter ernährten Weibchen nur imstande sind, männliche, nicht aber weibliche Nachkommen zu erzeugen, das lehren uns viele der staatenbildenden Insekten Bekanntlich sind die Arbeitsbienen unvollkommen entwickelte Weibchen, unvollkommen durch — im Vergleich zur Königin — mangelhafte Ernährung. Gelegentlich — in weisellosen Stöcken — legen sie Eier, aus denen immer nur Drohnen hervorgehen. Meine Auffassung ist die, dass sie nur Drohnen erzeugen, weil ihre Ernährung — nicht die fehlende Begattung (s. S. 249) — nicht ausreichte, weibliche Eier zu bilden, was nur die in bester Nahrung aufgezogene Königin vermag. Wie der Experimentator es bei Hydatina in der Hand hat, männliche oder weibliche Eier, je nach dem Grade der Ernährung des sich entwickelnden Weibchens zu erhalten, so „experimentieren“ gleichsam in dem Bienenstaat die die weiblichen Larven ernährenden Arbeitsbienen, indem sie bei schlechter Ernährung durch Heranzucht von Arbeitern solche Weibchen züchten, die nur männliche Eier zu legen vermögen, bei guter Ernährung aber durch Zucht der Königinnen diejenigen Weibchen züchten, welche weibliche Eier zu legen befähigt sind. Der Unterschied gegenüber Hydatina ist nur der, dass bei der Rotatorie mit der guten Ernährung die Fähigkeit, männliche Eier zu legen, ganz verschwindet.

3. Karl Theodor Ernst v. Siebolds klassische Beobachtungen haben gelehrt, dass aus den ersten, im April und Mai abgelegten Eiern der überwinterten und begatteten Königin von Polistes gallica die kleinen Arbeiter-Weibchen hervorgehen, die ausschliesslich Männchen zu erzeugen vermögen. Erst „mit der Zunahme der Wärme und mit der häufigeren Darreichung von Nahrung“ werden die Weibchen erzeugt, die der Königin an Grösse gleichkommen und — befruchtet — auch weibliche Nachkommen zu liefern imstande sind. Siebold stimmt übrigens, was hier hervorgehoben sein mag, dem von Leydig aufgestellten Satze „vollkommen“

bei: „In den Eigenschaften des Eies selber, oder in Zuständen des weiblichen, mütterlichen Organismus, bedingt durch allgemeinere Einwirkungen, scheint es begründet zu sein, ob bei getrenntem Geschlecht das Ei männlich oder weiblich wird."

Die Angaben für Apis und Polistes wurden von Marchal für Vespa germanica bestätigt. Für Vespa und Polistes gilt die Männchenerzeugung seitens der Arbeiter als Regel, während sie bekanntlich bei Apis nur ausnahmsweise vorkommt.

Auch von den Arbeitern der Ameisen — also verkümmerten Weibchen — werden, falls diese zur Eiablage kommen, wie Lubbock für eine Reihe von Ameisen feststellte, gelegentlich Nachkommen geliefert, immer aber nur männliche, während die weibliche Nachkommenschaft ausschliesslich von der hochdifferenzierten Königin abstammt.

4. Dem weiblichen Erzeuger ist in der Bildung der Eizellen die Hauptaufgabe bei der Erhaltung der Art zugefallen. Die Eizelle bildet in der Regel den Hauptanteil an der substanziellen Grundlage des neuen Organismus; in den Fällen der Parthenogenese bildet sie den einzigen Anteil. Mit Boveri betrachten wir das Centrosoma als Mittel zur Befruchtung, als „das unendlich Untergeordnete und daher unter Umständen Ersetzbare", wie die natürliche und die künstliche Parthenogenesis lehren „Die Eizelle", sagt derselbe Forscher, „besitzt mit dem Protoplasma und seinen Einlagerungen alle Entwicklungsqualitäten, ihr fehlt nur der Antrieb, das Centrosoma" und „das Wesen der Tier- und Pflanzenspezies ist in dem Ei allein vollkommen enthalten." Dieser Satz ist dahin zu erweitern, dass auch das Wesen der männlichen und weiblichen Individuen einer Spezies in dem Ei allein vollkommen enthalten ist. Das als „Triebfeder" in den schlummernden Mechanismus eingeführte Spermatozoon (Centrosoma) vermag an der im reifen Ei vorhandenen männlichen oder weiblichen Entwicklungsqualität nichts mehr zu ändern. Von diesem Gesichtspunkte aus kann es nicht wunderbar erscheinen, dass die Erzeugung desjenigen

Organismus, in welchem als dem Hauptträger der Fortpflanzung in erster Linie gleichsam die kommenden Generationen schlummern, d. i. die des weiblichen Erzeugers, als eine höhere Aufgabe erscheint und die volle Lebenskraft des weiblichen Organismus beansprucht. So sehen wir auch in der Regel[1]) da, wo ein ausgesprochener Geschlechtsdimorphismus besteht, das Weibchen aus grösseren Eiern hervorgehen, während die oft nur unvollkommen entwickelten und kurzlebigen Männchen von kleinen Eiern stammen. Auch erscheint hier die Tatsache dem Verständnis näher gerückt, dass mit der Abnahme der Lebensenergie der Völkerstämme ein ungewöhnliches und übermässiges Auftreten der Männer bei Abnahme der Weiber beobachtet wird.

IV.

Bekanntlich hat bereits im Jahre 1855 B. S. Schultze sich für die Vorbildung des Geschlechts im Eierstocks-Ei ausgesprochen. Das Studium der aus einem Ei hervorgehenden Zwillinge, sowie der Doppelmonstra führte ihn zu dem Ausspruch, dass bereits im Eierstocks-Ei die Bedingungen zur Entwicklung entweder des einen oder des anderen Geschlechts gegeben seien. Zehn Jahre später hat Leydig auf Grund seiner Beobachtungen an Wirbellosen die gleiche Anschauung vertreten (s. oben S. 244). Dezennien hindurch hat man dieser Anschauung kaum eine Bedeutung beigelegt. Warum dies? Meiner Ueberzeugung nach vor allem infolge der klassischen Untersuchungen von Dzierzon und Siebold über die Fortpflanzung der Bienen, nach denen es noch heute für zahllose Forscher als feststehend gilt, dass hier die Befruchtung das männlich vorgebildete Ei zu einem weiblichen umstimmt! Es ist in hohem Grade befremdend, wie lange diese durch nichts klar begründete Auffassung herrschen konnte. Dass sie nur einem gedankenlosen „post hoc, ergo propter hoc“

---

[1]) Eine offenbar durch parasitäre Anpassung sekundär enstandene auffallende Ausnahme bildet z. B. die Feigenwespe Blastophaga. Sie gehört zugleich zu den wenigen Ausnahmefällen unter den Insekten, in denen die Männchen ungeflügelt, die Weibchen aber geflügelt sind. Der ganze Lebenslauf des grossen und plumpen Männchens spielt sich innerhalb der Feige ab, während das kleine geflügelte Weibchen zum Zweck der Fortpflanzung junge Feigen aufsuchen muss.

ihre Entstehung verdankt, wird in dem nächsten Abschnitt (V) besprochen.

Ausgehend von der B. Schultze'schen Anschauung ist vor kurzem Beard für die Zweigeschlechtlichkeit der Eier eingetreten. Kurz darauf hat M. v. Lenhossek sich in gleichem Sinne ausgesprochen. Ich gebe hier die folgende Zusammenstellung:

1. Die experimentellen Resultate von Pflüger bei Fröschen, von Strassburger bei diözischen Angiospermen, von Wilckens bei Haussäugetieren und mir bei Mäusen sind nur einheitlich verständlich, wenn wir das Ei als geschlechtlich vorausbestimmt ansehen.
2. Die Experimente von Maupas und Nussbaum beweisen unwiderleglich, dass bei Hydatina das Geschlecht in dem Eierstock-Ei vorgebildet ist.
3. Alle bisher durch Experiment und Beobachtung gewonnenen positiven Ergebnisse sind an dem weiblichen, niemals an dem männlichen Erzeuger gewonnen.
4. Nicht nur werden von den Weibchen verschiedener Spezies parthenogenetisch entweder männliche oder weibliche Nachkommen erzeugt, sondern in zahlreichen Fällen erzeugt innerhalb derselben Species das Weibchen parthenogenetisch männliche und weibliche Individuen (z. B. Gallwespen, Aphiden, Phylloxera, Daphniden, Hydatina, Chermes).
5. Bei ausgesprochenem Geschlechtsdimorphismus sind in vielen Fällen schon die Eier durch die Grösse als männliche und weibliche zu unterscheiden. Dem genau durch Korschelt beschriebnen Fall von Dinophilus apatris reihen sich die von Hydatina senta, Phylloxera vastatrix und Nematus ventricosus (v. Siebold) an. Wenn in den beiden letzten Fällen auch gelegentlich aus kleineren Eiern kleinere Weibchen enstehen können, so ist doch im allgemeinen die Grösse der Eier ein sicheres Erkennungszeichen, und ich stimme vollkommen Lenhossek bei, wenn er sagt, dass sich bei weiterer Untersuchung der Eier geschlechtsdimorpher Tiere die Eier in vielen Fällen bereits der Grösse nach als geschlechtlich differenziert erkennen lassen werden.

Dass wir in dieser Frage durch weitere Untersuchungen noch manche Aufschlüsse zu erwarten haben, lehrt fol-

gendes Beispiel. Ch. Julin beschreibt, Metschnikoffs Untersuchungen fortsetzend, die Entwicklung der 0,1 mm langen Männchen der in Amphiuren schmarotzenden Orthonectide Rhopalura Giardii vom Ei an, die Entwicklung der mehr als doppelt so grossen Weibchen jedoch erst vom Stadium der Gastrula an. Ein Vergleich der bei der gleichen Vergrösserung abgebildeten ersten Entwicklungsstadien der Männchen und Weibchen lehrt, dass schon im Gastrulastadium beide so ausserordentlich durch die Grösse unterschieden sind, dass dieser Unterschied schon die Eier betreffen dürfte. Und dann denke man nur an das Zwergmännchen von Bonellia viridis, das 50 mal kleiner ist, als das 5 cm lange Weibchen. Wenn wir über die Entwicklung dieser Tiere durch Spengel auch schon manches erfahren haben, so sind doch weitere Untersuchungen sehr erwünscht. Der stark ausgeprägte Dimorphismus des Geschlechts dürfte sich bereits in den Eizellen angelegt finden und vermute ich, dass die bisher beschriebenen Eier nur die weiblichen Eier darstellen, während die männlichen noch unbekannt sind.

Die Tatsache, dass gelegentlich die Eier nur ihrer Grösse nach, entsprechend dem bestehenden Geschlechtsdimorphismus als männliche und weibliche unterschieden werden können, lässt vermuten, dass da, wo der Geschlechtsdimorphismus weniger ausgesprochen ist, unsere mangelhafte Fähigkeit eben nicht ausreicht, den bereits bestehenden Geschlechtsunterschied zu erkennen.

6. Auch bei Kryptogamen finden wir Fälle, in denen schon in den Keimzellen das Geschlecht der späteren Pflanze — des Prothallium — erkennbar ist. Die ungeschlechtliche Generation der Hydropteriden und der Selaginellaceen bringt zwei in der Grösse sehr verschiedene Fortpflanzungszellen, die Mikrosporen und die Makrosporen, hervor. Aus den ersteren, kleineren geht — wie aus den kleineren Eiern bei tierischem Geschlechtsdimorphismus — das männliche Prothallium hervor. Die um vieles grössere Makrospore aber liefert das weibliche Prothallium. Es besteht kein Grund die Mikrosporen nicht den männlichen, die Makrosporen nicht den weiblichen Eiern gleich-

zusetzen. Hier wären Ernährungsversuche am Platze, um zu prüfen, ob der Grad der Ernährung mit der Ausbildung der Mikrosporen und der Makrosporen in Beziehung steht.

V.

Den zahlreichen aus dem vorigen Abschnitt zu entnehmenden Beweisen von der Zweigeschlechtlichkeit der Eier steht die Meinung gegenüber, dass die Befruchtung — d. h. das in das Ei eingeführte Spermatozoon — imstande sei, dem Ei den Geschlechtscharakter aufzuprägen. Die Bienen sind bekanntlich schuld daran. Nicht nur „schliesst" man daraus, dass die Arbeiter aus befruchteten, die Drohnen aus unbefruchteten Eiern hervorgehen, dass durch die Befruchtung über das weibliche Geschlecht entschieden wird, sondern man verirrt sich sogar zu der Behauptung, dass die Natur zunächst alle Eier der Biene mit dem männlichen Geschlechtscharakter ausstattet, dass dann aber die Bienenkönigin willkürlich diese Naturanlage zerstören könne und durch die Zugabe eines Spermatozoons zu dem männlich vorgebildeten Ei dessen Geschlechtstendenz zu einer weiblichen umzustempeln vermöge. Wägen wir doch ruhig ab: Auf der einen Seite zahlreiche Beweise, dass das Geschlecht im Ei vorgebildet ist — auf der anderen Seite ein gedankenloser Schluss, dass das Spermatozoon eine Rolle spielen soll. Ich habe mich schon vor Jahren in entwicklungsgeschichtlichen Vorlesungen dahin ausgesprochen, dass sich die betreffenden Beobachtungen des Bienenlebens sich derart deuten lassen, dass das weiblich vorgebildet Ei sich nur dann zu entwickeln vermag, wenn es ein Spermatozoon aufnimmt, dessen die männlich vorgebildeten Eier nicht bedürfen. Beard und M. v. Lenhossek haben vor kurzem diese Auffassung zu meiner Freude vertreten. Die Wichtigkeit der Sache verlangt ein näheres Eingehen.

Die alte durch die klassische Arbeit des Pfarrers Dzierzon und von Siebolds auf das beste gestützte Lehre, dass die befruchtete Bienenkönigin unbefruchtete, die Drohnen (Männchen) liefernde und befruchtete, die Arbeiter und Königinnen (Weibchen) liefernde Eier abzulegen vermag, schien in den letzten Jahren durch Angaben von Bienenzüchtern, vor allem Dickels, in Frage gestellt zu werden, und es erscheint bedauerlich, dass zur Zeit ein volles Einverständnis zwischen den Biologen und zahlreichen

Männern, denen die Beobachtung des Bienenlebens der Quel reinster Freuden ist, nicht besteht. Da erscheint es begründet, den jetzigen Stand dieser Frage wieder einmal zu erörtern. Gedenken wir der Zeit, wo um die Mitte des vergangenen Jahrhunderts die Tatsachen der Parthenogenesis die Gemüter erregten, so sehen wir, dass der gleiche Ansturm, den jetzt Beobachter des Bienenlebens gegen die Resultate der besten wissenschaftlichen Arbeit ausführen, schon einmal sich abspielte und — glänzend abgeschlagen wurde. Wie es im Jahre 1854 von Siebold gelang, ohne den heutigen komplizierten Apparat mikroskopischer Technik in den frisch abgelegten Eiern aus Arbeiterzellen die Spermatozoen zu sehen, in den Eiern aus Drohnenzellen aber das regelmässige Fehlen der Samenkörperchen nachzuweisen und die Beobachtungen Dzierzons glänzend zu bestätigen, so haben vor kurzem unter Weismann die Herren Paulcke und Petrunkewitsch mit allen heutigen Hülfsmitteln das Innere der Drohnen- und Arbeiter-Eier untersucht und unter Berücksichtigung unserer heutigen Kenntnisse der Morphologie der Befruchtung zweifellos nachgewiesen, dass die Drohnen aus unbefruchteten, die Arbeiter und Königinnen aus befruchteten Eiern stammen. Und: Wie im Jahre 1867 H. Landois die Dzierzon'sche Lehre durch die Behauptung anfocht, dass alle Eier der Königin befruchtet seien, das Geschlecht der Larven aber ausschliesslich durch die Art der Nahrung bestimmt sei, so stellt heute den Angaben der Weismann'schen Schüler Dickel genau dieselben Behauptungen gegenüber: Alle Eier der Königin sind befruchtet, das Geschlecht wird erst nach dem Ablegen der Eier der Mutterbiene durch die Arbeitsbienen (!) und zwar durch „geschlechtsbildendes Drüsensekret" bestimmt.

Nachdem ich mich bemüht hatte, aus den Angaben Dickels einen wahren Kern herauszuschälen, der sich wohl mit der biologischgeschulten Auffassung vereinigen liesse, habe ich wieder von Siebolds klassisches Buch über die „Wahre Parthenogenesis" aus dem Jahre 1854, dessen Lektüre mir immer eine erhebende Freude ist, zur Hand genommen und dann auch die Landois'sche Polemik mit den sich anschliessenden Entgegnungen Siebolds Kleines und Bessels studiert. Ich bin überzeugt, dass schon aus den Angaben der letztgenannten vortrefflichen Beobachter und Züchter, sowie denen v. Berlepschs der objektiv prüfende

Leser zu dem Resultat kommen wird, dass die Angaben Dickels und seiner Anhänger irrtümlich sind.

Die damalige Lehre Landois', dass die Art der Nahrung bei der Biene das Geschlecht bestimme, ging von der Behauptung aus, dass die Larven in den Drohnenzellen stets ein schlechteres Futter, als die in den Arbeiterzellen erhielten. Er übertrug nun von der Königin in Arbeiterzellen abgelegte Eier in Drohnenzellen und umgekehrt Drohneneier in Arbeiterzellen. Dies gelang ihm nach vergeblichen Versuchen nach seiner Angabe schliesslich auf die Weise, dass er die in die Zellen abgelegten Eier, ohne sie zu berühren samt dem Boden der Zelle, an dem sie hafteten, ausschnitt und in die andere Zelle übertrug. Das Experiment gelingt nach ihm nur dann, wenn man das Ei in eine Zelle überträgt, in der sich bereits ein Ei befindet. Auf diese Weise wollte Landois in Arbeiterzellen aus Drohneneiern Arbeitsbienen und in Drohnenzellen aus Arbeitseiern Drohnen gezüchtet haben. Der Landois'schen Angabe hielt zuerst v. Siebold unter anderem entgegen, dass es nach der Aussage der erfahrensten Bienenzüchter überhaupt gar keinen Unterschied gäbe zwischen Drohnenfutter und Arbeitsbienenfutter. Sämtliche Larven erhalten vielmehr bis zum 6. Tage gleiche Nahrung, nämlich verdauten Chylusbrei, der die bleibende Nahrung der Königin bis zu ihrer Verpuppung bleibt; vom 6. Tage an aber erhalten Drohnen- und Arbeiterbienenlarven in gleicher Weise Honig und Blütenstaub. In gleicher Weise sprach sich G. Kleine, einer der erfahrensten Bienenzüchter seiner Zeit, aus, indem er hervorhob, dass nach der auf sehr genauer Untersuchung beruhenden Überzeugung der Bienenzüchter kein Unterschied in der Nahrung von Drohnen- und Arbeitslarven bestehe. Genau so urteilte Bessels, und heute wird kaum ein Bienenzüchter eine verschiedene Ernährung der Arbeiter- und Drohnenlarven behaupten.

Viel wichtiger für unsere Frage ist aber mit Rücksicht auf die neuen Versuche Dickels und seiner Anhänger die folgende: Sind die Übertragungsversuche von Landois und Dickel wirklich einwandsfrei? Schon Kleine hat hervorgehoben, dass er solche Versuche mit ängstlichster Sorgfalt angestellt hat, ohne jemals Erfolg gehabt zu haben, weil die Bienen die strengste Kontrolle über jede einzelne Zelle führen und nichts durch Menschenhand Hineingebrachtes darin duldeten. Ebenso sprach sich

Bessels aus. der dann genauere Beobachtungen des Verhaltens der Bienen nach solchen „Täuschungen“ mitteilte: er sah, wie die Arbeitsbienen die mit dem Wachsplättchen übertragenen Eier alsbald entweder zerdrückten oder ganz entfernten, das Wachsplättchen eliminierten, kurz die ganze Zelle zur Aufnahme eines neuen Eies wieder herrichteten. Jedoch konnte Bessels eine briefliche Mitteilung einer Methode von Berlepschs abdrucken, nach welcher Berlepsch in einzelnen Fällen neben Misserfolgen die Übertragung sicher und wirklich gelungen war; das Resultat war aber dem Dickels und Landois entgegengesetzt, indem die in Arbeiterzellen übertragenen Drohneneier auch Drohnenlarven lieferten. Die Eier wurden also nicht geschlechtlich „umgestimmt“, wie dies nach Dickel hätte eintreten müssen. Wir wollen ferner einmal annehmen, dass die einzelnen Völker sich in verschiedenem Grade den Eingriffen, die mit der Eiübertragung verbunden sind, zur Wehr setzen bezw. sich garnicht oder doch manchmal täuschen lassen und dass Dickel die Übertragung wirklich gelungen sei. Dann fragen wir aber zunächst mit Weismann[1]: Warum erziehen denn die Arbeitsbienen in diesem weisellosen Stocke, wenn sie selbst Eier ablegen, aus diesen immer nur Drohnen und machen von ihrer Fähigkeit durch ihr „geschlechtsbestimmendes Sekret“ auch weibliche Tiere zu züchten, keinen Gebrauch? Gegen die Theorie Dickels spricht; aber weiter noch die durch durch folgende Fälle belegte Tatsache, dass die Form der Wabenzelle durchaus keine unabänderliche Beziehung zu dem Geschlecht der in ihr entwickelten Larve hat.

1. Die angeboren flügellahme Königin besetzt Arbeiter-Zellen und Drohnen-Zellen ohne Unterschied mit Eiern überall entstehen nur Drohnen, indem die engeren Arbeiter-Zellen nachträglich erhöht werden (Buckelbrut bei primärer Drohnenbrütigkeit).
2. Dasselbe ist bei der nach dem Auschlüpfen künstlich flügellahm gemachten, also unbefruchteten Königin der Fall, wie auch bei der infolge Alters drohnenbrütig gewordenen und bei der im Herbst nach Tod der Drohnen geborenen Königin, welche überwintert und im nächsten Frühjahr jungfräuliche Brut liefert.

[1]) Anat. Anz. Bd. 19, 1901. S. 109.

3. Höchst fruchtbare Königinnen erzeugen in Waben, die ausschliesslich Arbeiterzellen enthalten, gar nicht selten einzelne Drohnen.
4. Bessels erhielt in einem kleinen Schwarm, deren befruchteter Königin er nur eine allein aus Drohnenzellen gebildete Wabe zur Verfügung stellte, nur Arbeiterbrut.
5. Drohneneier in Weisel-Zellen liefern trotz der guten Fütterung nur Drohnenlarven (Kleine und Bessels).

Nach meinem Dafürhalten muss es die künftige Aufgabe auch der Bienenzüchter sein, sich mit der Tatsache vertraut zu machen, dass die bisherige Auffassung, die Befruchtung spiele bei der weiblichen Geschlechtsbildung der Biene eine entscheidende Rolle, durch nichts begründet ist und allem, was uns sonst Beobachtung und Experiment auf dem Gebiete der Geschlechtsbildung und der Befruchtung bei Tier und Pflanze lehren, direkt widerspricht.

Zum Schluss fasse ich die Hauptpunkte nochmals kurz zusammen:

1. Ohne Befruchtung entstehen bei der einen Art männliche, bei einer anderen Art weibliche Nachkommen.
2. Ohne Befruchtung gehen aus Eiern ein und derselben Art in zahlreichen Fällen sowohl männliche als weibliche Nachkommen hervor.
3. Aus befruchteten und aus unbefruchteten Eiern ein und derselben Art entsteht in vielen Fällen das gleiche —, nämlich das weibliche — Geschlecht. Hierher gehören die auch unter 1) S. 243 angeführten Arten.
4. Das Ei ist in manchen Fällen schon vor der Befruchtung als männlich oder weiblich zu erkennen.
5. Ohne Befruchtung gehen bei den heterosporen Kryptogamen aus den Mikrosporen männliche, aus den Makrosporen weibliche Prothallien hervor.

Wir sehen — ganz allgemein betrachtet — die folgenden vier Möglichkeiten verwirklicht:

Unbefruchtete Eier ein und derselben Art, befruchtete Eier ein und derselben Art, unbefruchtete Eier verschiedener Arten und befruchtete Eier verschiedener Arten — sie alle können in vielen Fällen sowohl männliche, als weibliche Nachkommen hervorbringen.

Wer wird noch angesichts solcher Tatsachen an einer Bedeutung der Befruchtung für die Geschlechtsbildung festhalten wollen?

In der Ovogenese ist die Lösung des Problems der Geschlechtsbildung enthalten. Zu derselben Zeit, zu welcher in der Eizelle zugleich mit ihrer Entstehung und Ausbildung alle Charaktere des späteren Organismus ihre Anlage finden, wird auch darüber entschieden, ob der aus der Eizelle hervorgehende Organismus späterhin den männlichen oder den weiblichen Geschlechtscharakter tragen soll. So wie die reife Eizelle alle für die jeweilige Spezies spezifischen Organanlagen insofern im Schlummerzustande in sich birgt, als aus dem Ei eines Spulwurmes immer nur ein Spulwurm, aus dem Ei eines Menschen immer nur ein Mensch kommen kann, so schlummert auch in ihr — vielleicht schon von dem Stadium der Urgeschlechtszelle an — die Anlage der Qualität des Geschlechtsorganes. Ja, es scheint bei einigem Nachdenken fast unnatürlich, wenn wir für die Qualität des Geschlechtscharakters, der auch in vielen anderen Organen des Individuums so ausserordentlich typisch zum Ausdruck kommt, und der den männlichen Organismus in manchen Fällen so verschieden von dem weiblichen erscheinen lässt, dass man die Zugehörigkeit beider zu einer Spezies erst glauben lernen muss, eine ganz andere, d. h. eine nicht im Ei gelegene, Anlage für möglich halten.

Literatur.[1]

Ahlfeld: Die Geburten älterer Erstgeschwängerter. Arch. f. Gynaekologie, Bd. IV.

Derselbe: Über den Knabenüberschuss älterer Erstgebärender. Arch. f. Gynaekologie, Bd. IX.

Beard, J.: The Determination of sex in animal development. Jena 1902.

v. Berlepsch: Die Biene und ihre Zucht.

Berner, H.: Über die Ursachen der Geschlechtsbildung. Biologisches Zentralblatt 1883.

Bessels: Die Landois'sche Theorie widerlegt durch das Experiment. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 18, 1868.

[1]) Mit Rücksicht darauf, dass wir endlich aufhören müssen, durch „Gedanken“ unsere Frage entscheiden zu wollen, sind eine ganze Reihe rein theoretischer Schriften nicht aufgeführt.

Bidder, E.: Über den Einfluss des Alters der Mutter auf das Geschlecht des Kindes. Zeitschr. f. Geburtshilfe u. Gynaekologie, Bd. 2, 1878.

Boveri, Th.: Das Problem der Befruchtung. Jena 1902.

Buchtien, O.: Entwicklungsgeschichte des Prothallium von Equisetum. Cassel 1887.

Cohn, L.: Die willkürliche Bestimmung des Geschlechts. Würzburg, A. Stubers Verlag 1898.

Cuénot, L.: Sur la détermination du sexe chez les animaux. Bull. scient. France et Belgique. Bd. 32. 1899.

Dickel, F.: Das Prinzip der Geschlechtsbildung. Darmstadt 1898.

Derselbe: Über Petrunkewitschs Untersuchungen an Bieneneiern. Zool. Anz. 1902, Bd. 25.

Döderlein, A.: Über Entstehung und willkürliche Bestimmung des Geschlechts. Deutsche Revue, August 1902.

Düsing, C.: Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen. Jena 1884.

Emery, C.: Über dimorphe und flügellose Männchen bei Hymenopteren. Biolog. Zentralbl., Bd. V, S. 686.

Goebel: Organographie der Pflanzen. II. Teil.

Goehlert: Über die Vererbung der Haarfarbe bei Pferden. Zeitschr. für Ethnologie, Bd. 14, 1882.

v. Hecker, C.: Über die Geburten älterer Erstgebärender. Arch. für Gynaekologie, Bd. 7.

Heyer: Untersuchungen über das Verhältnis des Geschlechts bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen. Berichte des physiol. Laboratoriums des landwirtschaftl. Instituts in Halle. Bd. I, Heft 5, 1884.

Hofacker, J. O.: Über Eigenschaften, welche sich bei Menschen und Tieren vererben. Tübingen 1878.

Hoffmann: Zur Geschlechtsbestimmung. Botanische Zeitung, 1871, No. 6 und 7.

Janke, H.: Die willkürliche Hervorbringung des Geschlechts bei Menschen und Haustieren. 2. Aufl. Berlin 1888.

Julin, Ch.: Contribution à l'histoire des Mesozoaires. Arch. de Biologie, Bd. 3, 1882.

Klebs, G.: Über einige Probleme der Physiologie der Fortpflanzung. Jena 1895.

Derselbe: Über das Verhältnis des männlichen und weiblichen Geschlechts in der Natur. Jena. G. Fischer. 1894.

Derselbe: Über die Fortpflanzungsphysiologie der niederen Organismen, der Protobionten. Spezieller Teil: Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena. G. Fischer. 1896.

Kleine, G.: Über das Gesetz der Entwicklung der Geschlechter bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 17, 1867.

Körnicke: Über autogenetische und heterogenetische Befruchtung bei den Pflanzen. Korrespondenzblatt des naturhist. Vereins der preuss. Rheinlande usw. Bonn 1890. Jahrgang XLVII. S. 84.

Korschelt, E.: Über Bau und Entwicklung des Dinophilus apatris. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1882, Bd. 37.

Kurz: Über androgyne Missbildung bei Cladoceren. Sitzungsber. der Wiener Akad., 12. Febr. 1874.

Kyber: Erfahrung über Blattläuse. Germars Magazin der Entomologie 1813.

Landois, H.: Über das Gesetz der Entwicklung der Geschlechter bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 17, 1867.

v. Lenhossek, M.: Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903.

Lenssen: Contribution à l'étude du developpement et de la maturation des oeufs chez l'Hydatina senta. La Cellule 1898, T. 14.

Leuckart, R.: Zur Kenntnis des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten, 1858.

Leydig, F.: Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Nova Acta. Acad. Leopoldinae 1865.

Lubbock, Sir John: On Ants, Bees and Wasps. London 1882.

Marchal: Comptes rendus CXVII, 1893.

Maupas, E.: Sur la multiplication et le fécondation de l'Hydatina senta Ehrb. Comptes rendus, 1890, T. CXI, p. 310 u. T. CXIII, p. 388.

Derselbe: Modes et formes de réproduction chez les Nématodes. Arch. de zool. expér., 1900, T. 8.

Nussbaum, M.: Geschlechtsentwicklung bei Polypen. Sitzungsber. der niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn, 27. Febr. 1892.

Derselbe: Die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta. Arch. f. mikr. Anat., 1897, Bd. 49.

Derselbe: Zur Parthenogenese bei den Schmetterlingen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 53, 1898.

Paulcke, W.: Zur Frage der parthenogetischen Entstehung der Drohnen. Anat. Anz 1900, Bd. 17.

Pfeffer, W.: Die Reizbarkeit der Pflanzen, Vortrag, gehalten in der ersten allgemeinen Sitzung der 65. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Nürnberg am 11. September 1893.

Pflüger, E.: Hat die Konzentration des Samens einen Einfluss auf das Geschlecht? Arch. f. d. gesamte Physiol., 1882, Bd. 29.

Derselbe: Über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Arch. f. die gesamte Physiol., 1882, Bd. 29.

Ploss-Bartels: Das Weib. 4. Aufl. 1895.

Prantl, K.: Beobachtungen über die Ernährung der Farnprothallien und die Verteilung der Sexualorgane. Botan. Zeitung, 1881, 39. Jahrg.

Rauber, A.: Der Überschuss an Knabengeburten und seine biologische Bedeutung. Leipzig 1900.

Ritzema-Bos, J.: Zur Frage der Vererbung von Traumatismen. Biol. Zentralbl., Bd. 11.

Rosenthal, J.: Zusatz zur Mitteilung des Herrn Ritzema-Bos. Biol. Zentralbl., Bd. 11.

Sadler, M. Th.: The law of population. London 1830.

Schlechter, J: Die Trächtigkeit und das Geschlechtsverhältnis bei Pferden. Revue für Tierheilkunde und Tierzucht. Wien 1882. No. 6—9.

Schmankewitsch, W. J.: Über das Verhältnis der Artemia salina Miln.-Edw. zu Artemia Mulhauseni M.-E. und dem Genus Branchipus Schäff. Zeitschr. f. wissensch. Zool., 1875, Bd. 25. Suppl.

Schultze, B. S.: Über anomale Duplizität der Axenorgane Virchows Archiv, Bd. VII.

Derselbe: Zum Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Zentralbl. f. Gynaekologie, 1903, No. 1.

Schultze, O.: Was lehren uns Beobachtung und Experiment über die Ursachen männlicher und weiblicher Geschlechtsbildung bei Tieren und Pflanzen? Sitzungsber. der phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. 13. November 1902.

v. Siebold, Th.: Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. 1856.

Derselbe: Zusatz zu Landois' vorläufiger Mitteilung. (NB. die Befruchtung von Bienen betreffend.) Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 17, S. 529.

Derselbe: Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden 1871.

Spencer, H.: Die Prinzipien der Biologie. I. und II. Deutsch von B. Vetter. Stuttgart 1886.

Spengel, J. W.: Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. Mitt. d. zool Station zu Neapel, Bd. 1, 1879.

Steenstrup, S.: Über den Generationswechsel. Kopenhagen 1842.

Strassburger, E.: Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biolog. Zentralbl., 1900, Nr. 21—24.

Thury, M.: Über das Gesetz der Erzeugung der Geschlechter. Übersetzt von Pagenstecher. Leipzig 1863.

de Vries, Ernährung und Zuchtwahl. Biolog. Zentralbl. XX. 1900, S. 193.

Weismann, A: Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden VII. Die Entstehung der cyclischen Fortpflanzung bei den Daphnoiden. Leipzig 1879.

Derselbe: Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen. Jena 1892.

Wilckens, M.: Untersuchung über das Geschlechtsverhältnis und die Ursachen der Geschlechtsbildung bei Haustieren. Thiels landwirtsch. Jahrbücher, Bd. 15, 1886.



Anheftung (Implantation) des Säugetiereies an die Uteruswand, insbesondere des Eies von Spermophilus citillus.

Von

J. Rejsek, Präparator am Institute für normale Anatomie der böhmischen Universität Prag.

Hierzu Tafel X.

Auf Veranlassung von Professor Dr. Janošík, Direktor der Anatomischen Anstalt an der böhmischen Universität Prag, habe ich es unternommen, den Modus der Implantation des Spermophiluseies an die Uteruswand, der ein ganz anderer ist als bei anderen, bis jetzt daraufhin untersuchten Tieren, speziell der übrigen Rodentia, im Nachfolgenden darzulegen. Die Literatur, an welche ich diese Befunde anknüpfen könnte, ist sehr spärlich. Ausser den Arbeiten von Graf Spee, Burckhardt, Sobotta und einer Arbeit über Placentation von Strahl finde ich in der mir zugänglichen Literatur fast garnichts, was ich erwähnen könnte. Auf die genannten Arbeiten werde ich im Laufe der Erläuterung zurückkommen.

Durch langjähriges Sammeln ist es uns gelungen eine fast vollständige Reihe von Entwicklungsstadien des Spermophilus, und zwar vom ersten Austritte des Eichens aus dem Ovarium, bis zu ausgewachsenen Embryonen zu erlangen. Das Eichen beim Spermophilus citillus macht die Befruchtung und Teilung in mehrere Segmente, wie es auch für andere Tiere bewiesen ist, in der Tube durch. Vier bis acht, manchmal auch mehrere Eier gelangen in den Uterus (bicornis). Man findet, dass fast regelmässig in dem rechten Uterushorn mehr Eier sich ablagern als in dem linken. Die in den Uterus eingetretenen Eier zeigen ein Minimum von 32 Segmenten. Jedes Eichen besitzt noch eine deutliche Zona pellucida. — Der Uterus in der Brunstzeit ist vergrössert, so zu sagen ödoematös geschwollen. An dem Uterus und zwar in der Zeit, wo sich bereits die Fruchtkammern zu

entwickeln beginnen, erblickt man gewöhnlich kleine Blutaustritte in der Wandung, welche sich immer an derjenigen Stelle des Uterus zeigen, wo das Eichen im Uteruslumen lagert.

Die Untersuchung geschah immer so, dass der ganze Uterus eingebettet und in Serienschnitte zerlegt wurde; später, wo bereits die sich bildenden Fruchtkammern am Uterus zu sehen waren, wurden nur diese aus dem gehärteten Uterus herausgeschnitten und Serienweise behandelt.

Gefärbt wurde nach den verschiedensten Methoden; sehr gute Dienste leistete bei Durchfärbung Cochenille; sonst wurde mit Hämatoxylin, van Gieson und Eisenhämatoxylin-Heidenhain gefärbt. Die Schnittdicke betrug meistens 12—14 μ.

Sobald der ganze Befruchtungs- und Segmentierungsprozess in der Tube stattgefunden hat, treten die Eier in den Uterus. In diesem Stadium bildet das Ei eine massive Kugel, aus ziemlich gleich gebauten Zellen; das Eichen besitzt wie bemerkt eine deutliche, wohlerhaltene Zona pellucida; dieselbe ist aber nur an solchen Präparaten gut erhalten, welche nicht mit einer Säurehaltigen Konservierungsflüssigkeit behandelt wurden, denn die Säuren lösen die Membran auf; auf Präparaten, welche im Sublimat oder anders konserviert wurden war diese stets erhalten. Im weiteren Verlaufe differenzieren sich die Oberflächlichen platten, von den im Innern des Eies liegenden polyaedrischen Zellen. In dieser Zeit bildet sich auch eine kleine Höhle (Furchungshöhle) in dem Ei. An der oberflächlichen Lage der Eizellen bemerken wir, bei zutreffender Schnittrichtung dass zwei, bezw. mehrere Zellen, etwas grösser, höher, kubischer, geblieben sind. (Fig. 1a). Im etwas älteren Stadium vergrössert sich das ganze Ei. Die oberflächliche Zelllage (Rauber'sche Schicht) ist platter, die Furchungshöhle ist grösser geworden; man sieht aber wie die früher erwähnten höheren Zellen sich jetzt zu einer Platte vergrössert haben. (Fig. 2a). Die Zellgrenzen an dieser Stelle sind noch zu sehen. Dieses, noch ganz frei im Uteruslumen sich befindende Ei liegt an dem antimesometralen Rande der Uterushöhle.

Ein weiteres Stadium zeigt uns die Figur 3, eines Eischnittes, wo der eine dicker gewordene Teil der oberflächlichen Zellschichte noch mehr an Dicke zugenommen hat; an dem Ei unterscheiden wir eine oberflächliche und eine innere Zelllage, zwischen welchen sich bereits der Keimhügel (k) ausgebildet hat. Die Höhle im

Innern ist verhältnismässig recht gross geworden. Die früher erwähnten Zellen der oberflächlichen Schicht sind stark vermehrt und bilden eine deutliche Verdickung am Ei (a). Das Bild eines mittleren Eischnittes ist einem Siegelring nicht unähnlich. Die Zellgrenzen sind fast geschwunden; es ensteht an der betreffenden Stelle eine protoplasmatische Verdickung — ein Syncytium — mit grossen Kernen, welche ein sehr grosses Kernkörperchen besitzen. Das Ei misst im grössten Durchmesser 0,126 mm; es wurde in acht Schnitte zerlegt. Die Verdickung sieht man an vier Schnitten und sie enthält 22 Kerne. Diese Zellverdickung befindet sich an demjenigen Pole des Eies, welcher dem Keimhügel gegenüberliegt (s. Fig. 3). Die Kerne sind etwas blasser gefärbt, dafür aber grösser als alle übrigen Kerne des Eies.

In den folgenden Stadien bleibt das Eichen ziemlich gleichgross, dafür aber nimmt der syncytiale Zapfen an Grösse zu. Das Protoplasma vergrössert sich hauptsächlich am äusseren Rande des Zapfens, wie es die Figur 4 deutlich zeigt. Die Zahl der Kerne ist vermehrt. An den Epithelien der Uterusschleimhaut nimmt man noch fast keine Veränderung wahr. Bis jetzt ist die Verdickung (der syncytiale Zapfen) der äusseren (Rauber) Schicht noch immer entsprechend der Eioberfläche, ausgebreitet. Das nächste Stadium charakterisiert sich dadurch, dass die Verdickung auf einmal, wie wenn sie aus dem Ei verdrängt wäre, sich zu einem senkrecht zu der Oberfläche des Eies stehenden Cylinder umwandelt. Bei der Betrachtung wie sich dieser entwickelt, kommt man zu dem Schlusse, dass das Ei sich um etwas verkleinert, zusammenzieht, und dass das Protoplasma samt den inliegenden Kernen sozusagen nach aussen "ausfliesst" (Fig. 5). Dieser syncytiale Zapfen stellt sich senkrecht gegen die Uterusepithelien, und reicht bis an diese heran. Das Ei gleicht in der Grösse ziemlich den früher angeführten, es misst 0,112, wurde in acht Schnitte zerlegt, und man konnte an fünf Schnitten die Verdickung verfolgen. In dieser Zeit beobachtet man, dass die Epithelien in der Nähe der Stelle wo der Zapfen dieselben fast berührt, eine Veränderung erleiden; man bemerkt, dass sie sich vakuolisieren, glasige Tropfen aus sich heraustreten lassen und viel schmäler werden. Zwischen diese veränderten Zellen schiebt sich der syncytiale Zapfen des Eies hinein und zwar zuerst sein Protoplasma und mit demselben dann auch die Kerne. In

Fig. 6 sieht man, wie sich bereits der syncytiale Zapfen zwischen die Epithelien eingeschoben, und an die Basalmembran angesetzt hat. Diese Figur stammt von einem Ei, welches 0,154 mm misst; dass Ei wurde in eine Serie von 10 Schnitten zerlegt; an drei Schnitten sieht man den syncytialen Cylinder; davon steht das Syncytium an zwei Schnitten mit dem Ei im Zusammenhange, an dem dritten Schnitte sieht man nur noch einen Teil der Zellen zwischen den Epithelien (in Folge etwas schiefgehender Schnittrichtung).

Aus dem bis jetzt Angegebenen geht hervor, dass die erste Anheftung des Eies so vor sich geht, dass ein Teil der Rauber'schen oberflächlichen Zellenschicht sich zu einem syncytialen Zapfen ausbildet, der sich zwischen die Epithelzellen der Uterusschleimhaut an die Basalmembran ansetzt. Die Eizellen verhalten sich dabei aktiv, das Epithel der Schleimhaut passiv.

Weitere Entwicklung des festsitzenden Eizapfens.

Es wäre jetzt wohl am Platze die Verhältnisse der Mukosaveränderung wiederzugeben, da ich aber die Beschreibung der weiteren Entwicklung am Eizapfen nicht trennen will, so werde ich die Verhältnisse am Gewebe der Mukosa erst weiter unten schildern.

Ein späteres Stadium des Eies zeigt uns Fig. 7. Das Eichen, von welchem dieser ziemlich mittlere Schnitt photographiert ist, misst 0,154 mm, wurde in 10 Schnitte zerlegt; an fünf Schnitten kann man die syncytiale Verdickung verfolgen, welche 26 Kerne enthält. Der syncytiale, an der Basalmembran, sitzende Zapfen verbreitet sich an seiner Basis. Das ganze Ei ist von dem Momente des Anheftens sehr schnell gewachsen (bis zu der Zeit der Implantation ist es ziemlich stationär, was die Grösse anbelangt, geblieben).

An der beigegebenen Figur sehen wir deutlich die äussere und innere Zellschicht, zwischen beiden dann den Embryonalschild.

Noch deutlicher als diese Figur zeigt uns die Fig. 8 die Verhältnisse der Befestigung des Eies. Der frühere syncytiale Cylinder bildet einen zugestutzten Kegel (im Schnitte ein abgestutztes Dreieck). Die Basis des Kegels ist viel breiter als der

abgestumpfte Scheitel: man bemerkt sehr deutlich, dass die breite Basis sich unter die Epithelien, längs der Basalmembran, hineinschiebt. Die Uterusepithelien enthalten grosse Vacuolen; manche Epithelzellen sind stark abgeplattet, was auf den seitlichen Druck seitens des syncytialen Zapfens hinweist. Die Grenze des syncytialen Kegels, welcher die Tendenz hat, sich im Kreise unterhalb der Epithelzellen auszubreiten, ist bis jetzt immer sehr scharf gegenüber dem Gewebe der Mukosa abgegrenzt. Dieses Ei, von welchem die Fig. 8 abgebildet ist, wurde in 13 Schnitte zerlegt (ein Schnitt 15 μ). Die Grösse des Eies beträgt 0,196 mm. Das syncytiale Gebilde sieht man an vier hintereinander gehenden Schnitten und es enthält 38 Kerne. Das Protoplasma des Syncytiums färbt sich sehr intensiv, die in ihm liegenden Kerne sind dagegen sehr hell mit einem grossen Kernkörperchen.

In weiteren Stadien bemerkt man, daß der syncytiale Kegel immer mehr an Ausdehnung und Mächtigkeit zunimmt. Als Beispiel soll die Fig. 9 dienen. Das Bild entspricht etwa dem mittleren Schnitte durch das vergrösserte Eichen, welches eine grosse (etwa 1 mm messende) Blase bildet.

Das Protoplasma des Syncytiums, welches etwa 47 Kerne enthält, ist nicht mehr so scharf gegen das Mukosagewebe abgegrenzt, sondern es ragt ziemlich tief in dasselbe hinein. Die Kerne sind sehr gross, blass, überwiegend an der Basis und an der Oberfläche am Abgange der oberflächlichen Eizellen, gelagert. Die Epithelien der Uterusmukosa sind stark degeneriert, kugelig, in der nächsten Nähe der Anheftung des Eies zumeist abgehoben.

In diesen und ähnlichen Stadien wäre zu bemerken, dass man in dem Syncytium viele degenerierte Kerne (kaum noch als solche wahrnehmbar) antrifft. Das syncytiale Protoplasma an der Basis sendet sehr feine Ausläufer zwischen die Zellen resp. zwischen das Bindegewebe der Mukosa hinein, dieses wird man an weiteren Stadien noch besser verfolgen können. Ich will nur an dieser Stelle noch bemerken, dass ich eine grosse Reihe von Entwicklungsformen, Übergangsstadien, wo man den Sachverhalt Schritt für Schritt verfolgen kann, beschreiben könnte und von denen ich sehr viele Präparate besitze, aber der Kürze wegen schreite ich sofort zur Beschreibung der etwas weiteren Stadien.

Verfolgt man das Wachstum des beschriebenen protoplasmatischen Syncytiums in weiteren Stadien, so findet man, dass sich

der Kegel in der Weise verändert, dass er sehr platt geworden und in der Breite ausgedehnt ist. Dieses Breiterwerden erkennt man auch an den abtretenden oberflächlichen Zellen des Eichens, welche früher eng beisammen lagen, dagegen in den jetzigen Stadien weit von einander abstehen (Fig. 10).

Dieses Verhalten zeigt die Fig. 11. An dem schon sehr weit in die Breite ausgedehnten Syncytium sieht man auch sehr deutlich die wurzelförmigen Fortsätze des Protoplasmas, welche zwischen das Bindegewebe der Mukosa hineinziehen.

Die Kerne sind mehr gegen die Oberfläche gelagert, sonst sind einige zerstreut in Syncytium anzutreffen. Wie die Zunahme des Protoplasmas mit den Kernen sich vergrössert, geht aus dem hervor, dass das Syncytium in diesem Stadium an 23 Schnitten anzutreffen war, und es etwa 507 Kerne enthielt.

Hier soll bemerkt werden, dass die Kerne, je tiefer sie gelagert sind, desto grösser, und je höher sie liegen, desto kleiner sind. Woher diese Vermehrung der Kerne? Trotz der sorgfältigsten Durchmusterung (bei der Frische des Materiales) konnte man doch nie eine Mitose entdecken. Man müsste annehmen, dass es sich hier um eine amitotische Kernteilung handle, und manchmal konnten sogar derartige, an amitotische Kernteilungsfiguren erinnernde Bilder gefunden worden. Es scheint aber eher der Fall vorzuliegen, dass sich die Kernvermehrung auf Kosten der oberflächlichen Zellenschicht des Eies vollzieht, und zwar in der Weise, dass eine Anzahl der Zellen, die an das Syncytium grenzen, nach und nach in dasselbe einbezogen wird.

Ein noch weiteres Stadium ist in Fig. 12 wiedergegeben. Das Syncytium ist enorm in die Breite ausgedehnt, dafür aber schon sehr schmal. Die Kerne in demselben liegen überwiegend an der Oberfläche, zum Teil auch an der Basis. Die Fortsätze ragen nicht mehr so tief wie vorher. Das Ei bei diesem Stadium füllt bereits als eine Blase, die ganze Fruchtkammer, welche etwa 2 mm im Durchmesser beträgt, aus. Die Uterusepithelien, in der nächsten Nähe sind degeneriert, abgehoben, die übrigen, welche an das Syncytium angrenzen, sind in Folge der Ausdehnung der Fruchtkammer, stark in die Länge ausgezogen.

Im folgenden Stadium verdünnt sich das Syncytium immer mehr und mehr, die Kerne gehen alle verloren, bis endlich aus dem früheren protoplasmatischen Syncytium nur noch ein ganz

schmaler, hellglänzender Streifen, welcher an dem Bindegewebe anliegt, übrig bleibt. In dieser Zeit ist aber der Embryo, welcher sich am mesometralen Uterusrande findet, so weit entwickelt, dass sich bereits das Kopfende umzubiegen beginnt, und wir sehen, dass an diesem Rande sich auch die Placenta zu entwickeln beginnt. Zur Zeit, wo der Embryo noch mehr gewachsen ist und wo wir schon eine deutliche an der mesometralen Seite, liegende Verbindung, zwischen der Placenta und dem Embryo wahrnehmen, finden wir an dem antimesometralen Rande fast gar keine Anzeichen mehr des hier früher gelagerten Syncytiums.

Veränderungen in der Uteruswand.

Bevor ich zu der Uebersicht des Implantationsvorganges übergehe, will ich noch die Veränderung, welche teilweise an den Uterusepithelien, hauptsächlich aber in dem Gewebe der Mukosa vor sich gehen, etwas näher schildern. In den ersten Stadien der Entwicklung handelt es sich um eine allgemeine Verdickung des Uterus, welche hauptsächlich in einer oedematösen Durchtränkung des ganzen Uterus-Gewebes sich kund gibt. Blut- und Lymphgefässe sind stark erweitert; viele Bindegewebszel len der Mukosa zeigen mitotische Kernteilungsfiguren. Wenn sich das Ei etwa in dem Stadium der Entwicklung befindet, wie man an den Fig. 6 sieht, so findet man eine schon makroskopisch deutlich hervortretende rote Stelle, welche sich als ein Bluterguss in das Gewebe der, Mukosa erweist. Diese punktförmige Blutung ist ein sicheres Zeichen, wo und wie viele Eier, sich in dem Uterus finden.

Mikroskopisch untersucht, stellte diese Blutung eine im Zentrum dicht beisammenliegende Anhäufung von roten Blutkörperchen dar; an der Peripherie dieses verdickten Blut-Extravasates liegen Blutkörperchen, welche ganze Strassen zwischen den vergrösserten Bindegewebszellen bilden. Die Bindegewebszellen haben den Charakter von polygonalen Zellen, welche den Plattenepithelien sehr ähnlich geworden sind; sie sind ungemein vergrössert. Derartige Veränderung der Mukosazellen ist nur an dem antimesometralen Rande des Uterus (der Fruchtkammer) zu finden. Aehnliche Veränderungen des Bindegewebes beschreibt schon gründlich Graf Spee (1) in seiner Arbeit über die Implantation des Meerschweinchen - Eies im Uterus.

Die angeführten Blutstrassen, welche sich zwischen den Zellen befinden, reichen fast bis an das Epithel heran; an den veränderten Mukosazellen, und zwar überwiegend in der Nähe des Epithels sehen wir, dass nicht nur zwischen den Zellen, sondern auch in dem Protoplasma derselben, zum Teile ganz unveränderte, anderseits aber zu grossen Blutschollen umgewandelte, oder auch schon zerfallene Blutkörperchen sich vorfinden. Die meisten dieser Mukosazellen zeigen mitotische Kernteilungsfiguren. Die Bindegewebszellen werden immer grösser, das Protoplasma lichter, ja man kann sagen flüssiger: die Blutkörperchen lösen sich in diesem flüssigen Protoplasma auf. Ferner ist zu beobachten, dass sich auch ganze Zellen in eine flüssige Substanz umwandeln. Dieser Vorgang ist sehr deutlich an frisch zerzupften Präparaten zu verfolgen. Diese veränderte Partie der Mukosazellen bildet einen deutlichen lichten Hof, und gerade zwischen diesen stark veränderten, vergrösserten und sehr mit Flüssigkeit durchtränkten Zellen sendet das Eisyncytium (der Anheftungskegel) seine Fortsätze hinein.

Die genannte Flüssigkeit (im engeren Sinne) ist zusammengesetzt teilweise aus einem, aus den Lymph- und Blutgefässen ausgetretenen Serum, ferner aus den veränderten und aufgelösten Blutkörperchen und zum Teile aus dem verflüssigten Protoplasma der Bindegewebszellen: diese flüssige Substanz wird dann von dem Syncytium zur Ernährung des Eies verwendet. Diese Vermutung findet noch mehr eine Stütze, wenn man die weiteren Stadien der Ei-Entwicklung und die Veränderungen an der Mukosa betrachtet; denn bis zu der Zeit wo der Embryo durch seine Entwicklung die mesometrale Seite des Uterus erreicht hat, aber bevor es zur Bildung der Placenta kommt, sehen wir die regsten Veränderungsvorgänge in den Zellen der Uteruswand und in dem Syncytium.

Von dem Momente an, wo der Embryo von Seite der Placenta sich zu ernähren beginnt, hört die Funktion des Syncytiums auf, dasselbe degeneriert allmählich, der antimesometrale Rand des Uterus enthält keine dieser veränderten Zellen mehr und die ganze Wandung wird (auch infolge der sich erweiternden Fruchtkammer) immer dünner.

Was die Schleimhautepithelien anbelangt, so sieht man, dass diejenigen Zellen, welche unmittelbar diesem Syncytium an-

liegen, einer Degeneration und Desquamation anheimfallen, die übrigen werden infolge der Erweiterung der ganzen Fruchtkammer in die Länge gezogen (ausgedehnt) und zwar so weit, dass man in weiter vorgeschrittenen Stadien Zellformen findet, welche sehr an Endothelzellen erinnern. Das Protoplasma ist spindelförmig in die Länge, der Kern ebenfalls in die Länge und zwar parallel mit der Oberfläche der Fruchtkammer ausgezogen.

Zusammenfassung.

Das Ei von Spermophilus citillus (Ziesel) kommt, nachdem es die Befruchtung und Furchung in der Tuba durchgemacht hat, mit der Zona pellucida versehen, in viel Zellen geteilt, in den Uterus.

Eine Partie der sonst abgeplatteten Zellen der oberflächlichen (Rauber'schen) Schicht bleibt unverändert (hohe Zellen).

Diese Zellen bilden zuerst eine Verdickung am Ei, welche sich auf dem dem Keimhügel gegenüberliegenden Pole entwickelt. Diese Zellverdickung wird zu einem syncytialen Zapfen, welcher sich senkrecht zum Ei stellt und zuerst walzenförmig herausragt. Das syncytiale Protoplasma tritt dann zwischen die Uterusepithelien und zwar an dem antimesomentralen Rande des Uterus. So entsteht die erste Verbindung des Eies mit dem Uterus.

Das Syncytium setzt sich zunächst an die Basalmembran und verbreitert sich anfangs entlang derselben unterhalb der Epithelien; es bildet im ganzen einen abgestutzten Kegel, dessen breite Basis unterhalb der Epithelzellen sich befindet. Zu der Zeit vergrössert sich das Ei sehr schnell. Das Syncytium verbreitet sich immer weiter, löst die Basalmembran auf und sendet jetzt protoplasmatische Fortsätze zwischen die veränderten Mukosazellen hinein. Die Kerne des Syncytiums werden grösser und zahlreicher. Das Syncytium wird zwar immer dünner, dehnt sich dafür aber in die Breite aus. Das Ei vergrössert sich immer mehr, füllt die ganze Eikammer aus; die Keimscheibe erreicht die meso-

metrale Uteruswand, der Anheftungskegel ist ganz platt geworden. Am mesometralen Uterusrande beginnt sich die Placenta zu entwickeln (also an dem der Eianheftung gegenüberliegendem Rande.) Der Eiansatz wird nun immer platter, dünner; die Kerne des Syncytiums degenerieren in dem Maasse, als der Embryo von der Placenta aus ernährt wird — der Eiansatz, bis auf einen hellen, schmalen Streifen, verschwindet gänzlich. Schritt für Schritt mit der Entwicklung des Eies gehen auch die Veränderungen an den Bindegewebszellen des Uterus einher.

Man erkennt aufs klarste, dass das Ei sich für eine ganz kurze Zeit aus sich selbst ernährt; im Verlaufe der weiteren Entwicklung hat es aber (für die weitere Ernährung) sehr nötig, in eine schnelle Verbindung mit dem mütterlichen Boden zu kommen. Mittels eines plasmatischen Syncytiums, hauptsächlich durch die vielen Fortsätze, welche aus demselben ausgeschickt werden, kommt das Ei in eine enge Verbindung mit einem flüssigen Materiale, welches überwiegend aus mütterlichen Zellprodukten herstammt (Blutderivate, Plasma und Serum).

Auf diese Weise ernährt sich das Ei bis zur Zeit der Placentaren-Verbindung. Aus dem erwähnten geht für Spermophilus citillus hervor, dass die Implantation und erste Ernährung einerseits und die Placentation anderseits als zwei voneinander örtlich und zeitlich ganz getrennt verlaufende Prozesse dastehen.

Literaturübersicht.

Wie ich bereits früher angeführt habe, konnte ich in der mir zugänglichen Literatur keine einzige Arbeit finden, an die ich meine Befunde anknüpfen könnte.

Eine sehr sorgfältige Untersuchung bietet die Arbeit vom Grafen Spee (1). Der Implantationsvorgang, wie er von Spee für Meerschweinchen angegeben wird, ist jedoch ein anderer als der, den ich bei Spermophilus gefunden habe. Denn beim Meerschweinchen „frisst" sich das Ei durch das Epithel bis in das Mukosagewebe hinein und ist vom Muttergewebe ganz eingeschlossen, während es sich bei Spermophilus ganz frei im

Uteruslumen vom Anfang an entwickelt und sich nur an einer Stelle mit dem Muttergewebe verbindet. Die Umbildung des Mukosagewebes, wie es Spee detailliert beschrieben hat, finde ich auch ziemlich ähnlich in unserer Untersuchung. Interessant ist die Angabe, dass sich beim Meerschweinchen-Ei ein besonderes, begrenztes, plasmatisches Gebilde entwickelt, welches Spee als „Symplasma" bezeichnet und welches sich aus Bindegewebszellen der Submukosa entwickelt (vidi Fig. 9a und 11e loc. cit.).

Burkhard (2) beschreibt sehr gründlich den Implantationsvorgang des Mäuse-Eies. Auch dieser Modus der Insertion ist ein anderer als der von uns bei Spermophilus geschilderte.

Auf pag. 562 erwähnt Burkhard in der Schlussbetrachtung: „Bekanntlich können wir der Entwicklung nach zwei Typen von Säugetieren unterscheiden, wenn wir von der Entwicklung der niedersten Stufe derselben absehen. Fassen wir speziell die sogenannten Deciduaten ins Auge, also diejenigen Säugetiere, bei denen es zur Bildung einer Decidua, d. h. zur Umbildung mütterlichen Gewebes behufs Ernährung des Eies, also zur Bildung einer typischen Placenta kommt, so liegt der Hauptunterschied in der Entwicklung des Eies darin, dass die eine Gruppe nach vollendeter Furchung relativ grosse, häufig sehr grosse, seien es kugelige oder eigentümlich langgestreckte Keimblasen bildet, bei denen die Embryonalanlage sich auf der Oberfläche zeigt und infolgedessen auch die Keimblätter-(Primitivstreifen-)Bildung auf der Oberfläche der Keimblase erfolgt. Der Embryo wird alsdann erst durch Bildung der Amniosfalten, so wie bei den Vögeln und Reptilien, von der Oberfläche in die Tiefe verlagert."

Die zweite Gruppe bildet nach vollendeter Furchung eine minimal kleine Keimblase etc.

Ferner auf pag. 563 sagt er: „Bei der ersten Gruppe von Säugetieren, also denjenigen, welche eine grosse Keimblase mit oberflächlicher Primitivstreifenbildung besitzen, liegen die Keimblasen längere Zeit hindurch frei im Uteruslumen und nehmen von hier aus ihre Festsetzung an der Uteruswand vor. Zu dieser Gruppe von ausgeprägten Placentaliern gehören vor allem die Raubtiere; ferner auch eine Anzahl von Nagern, wie Kaninchen. Bei ersteren zum Beispiel wird die frei im Uteruslumen liegende Keimblase durch resistente, von den Uterusdrüsen

abgesonderte Schleimfäden, welche mit der Zona pellucida des Eies zusammenhängen, provisorisch fixiert (Bonnet). Sie macht also einen beträchtlichen Teil ihrer Entwicklung frei im Uteruslumen durch, nur durch vergängliche Gebilde befestigt. Erst in viel späterer Zeit kommt es zur Bildung der Placenta und damit zur definitiven Fixierung fötaler Teile an der Uteruswand."

Nach dieser Betrachtung gehört also der Ziesel in die erste Gruppe; bei ihm entwickelt sich eine grosse Keimblase. Man sieht aber, dass dieselbe nicht mit „Schleimfäden" an die Uterusschleimhaut befestigt, sondern dass sich hier ein Teil der oberflächlichen Eizellen (Rauber'sche Schicht — Trophoblast-Hubrecht) zu einem protoplasmatischen Zapfen — syncytialer Platte — umwandelt, mittels welcher eine feste Verbindung zwischen dem mütterlichen Ernährungsboden und dem Ei entsteht. Meiner Ansicht nach ist zu erwarten, dass man bei näheren diesbezüglichen Untersuchungen finden wird, dass der Vorgang der Eianlagerung an die Uteruswand höchstwahrscheinlich auch bei anderen Säugetieren, welche grosse Keimblasen besitzen, derselbe sein wird, wie beim Spermophilus.

In der Ansicht bin ich noch bestärkt worden durch eine Literatur-Angabe von Strahl (4), welche ich weiter unten bringe.

Sobotta beschreibt ebenfalls die Implantation und Weiterentwicklung des Eies der Maus. Was die Angabe der Zona pellucida anbelangt, so differieren die Befunde bei der Maus und dem Ziesel. Nach seiner Angabe fand er auch bei älteren Stadien, nicht nur bis zu acht Kugeln, eine erhaltene Zona am Ei; beim Ziesel finden wir die erhaltene Zona pellucida noch an solchen Eiern, wo bereits der Keimhügel sehr weit entwickelt ist. Ferner möchten wir doch der Anschauung sein, dass die Säuren auf die Zona pellucida, wenn das Ei frei im Uterus liegt, lösend einwirken können. Denn ich finde bei Eiern aus einem Uterus, wo das eine Uterushorn in Säuren, das andere in Sublimat konserviert wurde, dass alle Eier aus dem Sublimat eine deutliche Zona pellucida zeigen, dagegen die aus der Säure ganz nackt im Uterus liegen. Das können wohl keine individuellen Unterschiede sein.

Strahl beschreibt die Befestigung der Eier an der Uterusschleimhaut beim Kaninchen und widerlegt etliche Angaben von Masius (5); er sagt auf pag. 208 des Suplementheftes:

„Der ganze Vorgang — das Auftreten einer dicken Protoplasmamasse ohne Grenzen von Zellen oder Zellterritorien, in welcher zahllose dichtgedrängte Kerne liegen — findet sich auch an der der Placenta gegenüberliegenden Wand des Uterus, ist hier sogar weiter vorgeschritten als an der Placenta und nimmt überhaupt an dieser Stelle seinen Anfang." Pag. 209: „. . . Bei einem anderen Uterus aus gleicher Zeit (etwa 7¼ Tage) waren die Knoten an der mesometralen Seite eröffnet; die Keimblasen blieben zum Teil auf der antimesometralen Uterusfläche sitzen und bei einem solchen Objekt finde ich an den Durchschnitten die gleichen Veränderungen in der Uteruswand und zugleich die ersten Vereinigungen der unteren Keimblasenfläche mit der antimesometralen Uteruswund; dieselben bestehen darin, dass an einzelnen kleinen Stellen der Ektoblast fest mit dem Urusepithel verbunden ist.

Die Grenze des Ektoblast gegen den Uterus fehlt (Fig. 13) und die Kerne von Keimblasen und Uterus können einander so gleichen, dass es unmöglich ist, sie zu unterscheiden . . ."

Aus seiner Schilderung geht hervor, dass es sich höchstwahrscheinlich um eine ähnliche Verbindung des Kanincheneies, wie ich es beim Spermophilus gefunden habe, handelt; nur scheint es, dass das untersuchte Material schon zu weit in der Entwicklung fortgeschritten war, um die Verhältnisse genau präzisieren zu können.

Was die Ernährung in den ersten Entwicklungsstadien anbelangt, findet man eine sehr instruktive Zusammenstellung in dem Vortrage von Bonnet (7) über Embryotrophe.

Nach Bonnet „geht das Epithel nicht zugrunde, es ist mehr weniger fettig infiltriert, aber nicht fettig degeneriert (Huftiere, Raubtiere, Nagetiere, Insektivoren und Fledermäuse). Dasselbe kann ich auch für Spermophilus bestätigen.

Dass die Schleimhaut mit Leukocyten infiltriert wäre, wie es bei anderen Tieren (Schaf, Rind, Stute) nachgewiesen ist, kann ich beim Spermophilus nicht konstatieren.

Der Angabe, dass „alle diese Blutungen die Vorstufe zu Blutergüssen bilden, welche bei vielen Deciduaten in ganz besonders auffallender Weise und wiederholt stattfinden, zweifellos zur Ernährung der Fruchtblase und des Embryo beitragen", muss man wohl beipflichten, wenn man bedenkt, wie gross der

Bluterguss beim Spermophilus ist. Dieser Bluterguss ist aber eben an derjenigen Stelle, wo sich das Ei anheftet, bevor sich die Placenta am gegenüberliegenden Pole ausbildet, vorhanden.

Dieser Bluterguss ist beim Ziesel nur an die Schleimhaut (Mukosa) gebunden und tritt nie in die Uterushöhle ein, wie es bei anderen Tieren geschieht (Fleischfresser und Huftiere).

Die übrige Literatur behandelt eigentlich nur die Placentation. Es wäre sehr wichtig, eine ganze Reihe der Tiere auf den Modus der ersten Befestigung zu untersuchen, umsomehr, als wir finden, dass in einer Tiergruppe, wie die der Nager, derartige Unterschiede bei der Ei-Implantation vorkommen können (Meerschweinchen, Maus, Ziesel).

Nach dem Abschlusse dieser Arbeit erschien die Arbeit von Kolster (6) zur Kenntnis der Embryotrophe.

Er beschreibt detailliert die Veränderungen am Bindegewebe der Mukosa bei der Maus und kommt zu dem Schlusse, dass der Embryo nicht nur durch die Produkte des mütterlichen Blutes, sondern auch durch die festen, von mütterlichen Zellen herstammenden Produkten ernährt wird.

Unser Befund bei dem Ziesel deckt sich auffallend mit dem seinigen bei der Maus, obzwar die Verhältnisse, unter welchen das geschieht, sehr verschieden sind.

Literatur-Verzeichnis.

1. Graf Spee: Vorgänge bei der Implantation des Meerschweinchen-Eies in die Uteruswand. (Zeitschrift für Morphol. und Anthropol. Bd. II. Heft I. 1901.)
2. Burkhard, Gg.: Die Implantation des Eies der Maus in die Uterusschleimhaut und die Umbildung derselben zur Decidua. (Archiv für mikr. Anat. Bd. 61. 1903.)
3. Sobotta: Die Entwicklung des Eies der Maus vom Schlusse der Furchungsperiode bis zum Auftreten der Amniosfalten. (Archiv. f. mikr. Anat. Bd. 57. 1901.)
4. Strahl: Die Anlagerung des Eies an die Uteruswand. (Arch. f. Anat. und Physiol., 1889, und Supplement-Band des Arch. f. Anat. und Physiologie. 1889.)
5. Masius: De la genèse du placenta chez le lapin. (Arch. de Biolog. 1889. I.—IX.)
6. Kolster: Zur Kenntnis der Embryotrophe. (Anatomische Hefte Bd. 68. 1903.)
7. Bonnet: Über Embryotrophe. (Deutsche mediz. Wochenschrift. Nr. 45. 1899.)

Erklärung der Figuren auf Tafel X.

Alle Abbildungen sind nach photographischen Negativen auf Salzpapier auskopiert und nur die Konturen schärfer (der Reproduktion wegen) eingezeichnet. Alle Figuren bis auf Fig. 11 sind mit Reichert Apochromat 3 mm Compens. Ocular Nr. 4 aufgenommen. (Lineare Vergrösserung = 230.)

Fig. 1. Freiliegendes Ei im Uteruslumen mit erhaltener Zona pellucida; Differenzierung der oberflächlichen (Rauber'schen) Zellschicht und Bildung der Höhle; bei *a* höhere Zellen.

Fig. 2. Freiliegendes Ei in der Uterushöhle. Abplattung der oberflächlichen Zellen. *k* = Keimhügel, *i* = innere Zellenschicht.

Fig. 3. Freiliegendes Ei in der Uterushöhle. k = Keimhügel, *a* = syncytiale Verdickung der oberflächlichen Zellschicht.

Fig. 4. Freiliegendes Ei in der Uterushöhle, bei *a* syncytiale Verdickung, dessen Protoplasma nach aussen gegen die Epithelien zu hervorragt.

Fig. 5. Weiteres Stadium, wo sich das Syncytium *a* walzenförmig, senkrecht gegen die Eioberfläche gestellt hat und bis an das Uterus-Epithel heranreicht.

Fig. 6. Der syncytiale Zapfen *a* liegt bereits zwischen den Epithelien, welche Vacuolen aufweisen, und reicht bis zur Basalmembran.

Fig. 7. Festsitzendes und vergrössertes Ei. Syncytium zwischen den Epithelzellen; deutliche Basalmembran. *o* = oberflächliche, *i* = innere Zellschicht zwischen beiden *k* Keimhügel. Bei *e* eingestülpte Partie der Eiwand von der Fläche geschnitten.

Fig. 8. Ein Teil des Eichens. Syncytium vergrössert sich auf der Basis in die Breite und schiebt sich unter die Epithelien hinein.

Fig. 9. Das Syncytium ist viel mächtiger geworden, sendet Fortsätze zwischen das Mukosagewebe. Die Epithelien in der Nähe des Eies degenerieren (er).

Fig. 10. Das Syncytium ist in die Länge ausgedehnt, mit deutlichen Fortsätzen. *o* = oberflächliche Zellschicht des Eies, *er* = Epithelreste. (Die Vergrösserung ist kleiner als bei den übrigen Figuren. Reichert oc. 3 obj. 7.)

Fig. 11. Syncytiale Fortsätze ziehen allseitig in die tieferen Lagen der Mukosa. Kerne des Syncytiums sind überwiegend an der Oberfläche, *o* = oberflächliche Eizellen, *er* = Epithelreste. (Färbung mit Haidenheins Eisenhämatoxylin.)

Fig. 12. Syncytium ist in die Länge ausgedehnt, dabei sehr schmal geworden. Kerne sind stark degeneriert, kleiner, nicht mehr so hell wie früher. *o* = äussere Zellschicht des Eies. (Vergr. Oc. 3 obj. 5 Reichert.)

Aus dem Physiologischen Institut der Wiener Universität.

Zur Bedeutung der Hassall'schen Körperchen.

Von

Dr. **Maximilian Wallisch.**

Seit Ecker (4) die von Hassall entdeckten, konzentrisch geschichteten Körperchen der Thymus zuerst näher beschrieben hat, ist mehrfach der Versuch gemacht worden, die Entstehung dieser Gebilde zu erklären.

Während die Hassall'schen Krpöerchen nach Ammann (2) aus dem Bindegewebe der Thymussubstanz hervorgehen sollen, stellt sie Afanassiew (1) als Abkömmlinge der Blutgefässendothelien hin. Er sah einerseits Blutgefässe, deren Endothel in Wucherung begriffen war, andererseits fertige Hassall'sche Körperchen, zwischen deren geschichteten Zellen sich rote Blutkörperchen nachweisen liessen.

His (6), Stieda (17) und Born (3) haben festgestellt, dass die Thymus in einem gewissen Stadium der embryonalen Entwicklung eine schlauchförmige Ausbuchtung des Epithels der dritten Kiementasche darstellt. Diese primäre Anlage der Thymus ist zur Zeit ihrer Abschnürung vom übrigen Kiemenepithel ein rein epitheliales Gebilde. Erst später sieht man in der Thymus Blutgefässe, Bindegewebe und lymphoide Zellen. Gerade diese mesodermalen Teile der Thymussubstanz sind es, welche durch fortgesetzte Massenzunahme das noch lange nach der Geburt, bis an das Ende des zweiten Lebensjahres, oft in ein noch vielspäteres Alter ansteigende Wachstum des Organes hauptsächlich bedingen.

Das Auftreten der Blutgefässe und des lymphoiden Gewebes an der epithelialen Thymus-Anlage begründet eine fundamentale Änderung in der Struktur des Gewebes (Kölliker [2], Entwicklungsgesch., II. Aufl.). Die Epithelzellen werden durch die im Wachstum begriffene adenoide Substanz aus ihrem Verbande gedrängt und liegen nun (und zwar nur in der Marksubstanz der Läppchen) vereinzelt oder in verschieden grossen Haufen beisammen (v. Ebner [5], S. 332).

His und Stieda nehmen nun an, dass die konzentrischeo Körper aus diesen versprengten Epithelzellen hervorgehen. His behauptet (Anat. menschlicher Embryonen [6]): „Die Thymus enthält neben dem adenoiden Gewebe in den konzentrischen Körpern Bestandteile von entschieden epithelialem Charakter“,

und gibt die nähere Begründung für diese seine Ansicht in den „Beitr. zur Kenntn. der zum Lymphsystem gehörenden Drüsen" (7).

Stieda (17) sagt: „Ich behaupte: Die sogenannten Hassall'schen oder die konzentrisch geschichteten Körperchen in der Thymus sind die letzten Reste der ursprünglichen Epithelanlage der embryonalen Thymus."

Die grossen, platten, epithelienähnlichen Zellen mit schwach färbbarem Kern, aus welchen sich die äusseren Schichten der Hassall'schen Körperchen zusammensetzen, sprechen sehr für eine epitheliale Abstammung dieser Körperchen, wie denn auch Virchow (18) auf deren Ähnlichkeit mit den Epithelperlen der Cancroidgeschwülste hingewiesen hat.

Doch finden sich bei den Autoren keine näheren Angaben darüber, wie sich die Umwandlung der epitheloiden Elemente in die Hassall'schen Körperchen vollziehen soll, sowie über die Art und Weise, wie es zu deren konzentrischer Schichtung kommt.

Die fundamentale Umänderung des Drüsengewebes in adenoide Substanz findet nach Kölliker (9) am Ende des ersten Embryonal-Monats statt.

Will man nun die Entstehung der Hassall'schen Körperchen von den Resten der epithelialen Anlage ableiten, so ist jedenfalls die Grösse und Anzahl dieser Körperchen in den späteren Stadien der Thymus (von der Geburt an) sehr auffallend im Vergleich zur Kleinheit des ganzen Organes zu einer Zeit, da es noch ganz aus Epithelzellen besteht (erster Embryonal-Monat), ja sogar im Vergleich zum Volumen des ganzen Organes zu einer Zeit, da es schon zum grössten Teile aus adenoidem Gewebe besteht (dritter Embryonal-Monat).

Schon bei der Durchsicht der mikroskopischen Präparate wird es dem Beobachter mehr als wahrscheinlich, dass das Gesamtvolumen der Hassall'schen Körperchen beim Neugeborenen und bei Kindern in den ersten Lebensmonaten weitaus grösser ist als das Volumen der ganzen Thymus in den genannten frühen Stadien. Beweisen lässt sich dieser Unterschied durch die Bestimmung der absoluten Volumsgrössen für die Summe der Hassall'schen Körperchen (in einer Thymus) einerseits und für das Volumen einer Thymus von einem Embryo aus dem ersten bis dritten Monat andererseits.

Da es unwahrscheinlich ist, dass sich die Zellen der Hassall-schen Körperchen noch wesentlich vermehren in einem Lebensstadium, in dem sie nur die funktionslosen, eingeschlossenen und zersprengten, entwicklungsgeschichtlichen Reste des Kiemenbogenepithels darstellen, habe ich, um diese Auffassung zu prüfen, Messungen über das Gesamtvolumen dieser Körperchen im Laufe der Entwicklung ausgeführt.

Jedes der zu untersuchenden Organe wurde in der gewöhnlichen Weise fixiert und gehärtet (Müller-Formol, Alkohol) und hierauf das Volumen des Organes, in Alkohol aufbewahrt, bestimmt. Gefärbt wurden die Schnitte mit Hämatoxylin und Eosin.

Die Durchmesser der Hassall'schen Körperchen wurden mit Zeiss EE, Mikrometer-Ocular 3, Tubuslänge 16, gemessen. Ein Teilstrich des Ocular-Mikrometers entsprach 0,0022 mm.

Die Methoden, welche mir zur beiläufigen Ermittelung des Gesamtvolumens der Hassall'schen Körperchen in einer Thymus verhalfen, waren folgende:

I. Methode.

An senkrecht zur Längsrichtung des Organes angefertigten Schnitten wurden mit dem Mikrometer-Ocular die Durchmesser aller in einem solchen Schnitte auffindbaren Hassall'schen Körperchen gemessen. Bei mehr ovoiden Formen wurde das Mittel zwischen dem grössten und dem kleinsten Durchmesser genommen. So bekam ich für jeden Schnitt die Schnittflächensumme der in diesem Schnitte getroffenen Hassall'schen Körperchen. $(d_1^2 + d_2^2 \ldots) \frac{\pi}{4} = f_1$; für einen zweiten Schnitt f_2 u. s w.

Die Gesamtflächeninhalte der einzelnen durch das Organ gelegten Schnitte (F_1, F_2 . . .) wurden durch Projektion mit dem Skioptikon (auf Papier) und Umfahren mit dem Stampfer'schen Planimeter bestimmt. $\frac{F_1}{f_1}, \frac{F_2}{f_2} \ldots$ ergab für jeden einzelnen Schnitt das Verhältnis der Gesamtfläche des Schnittes zur Schnittflächensumme der darin getroffenen Hassall'schen Körperchen (p_1, p_2 . . .). Zieht man das Mittel aus p_1, p_2 . . ., so erhält man eine mittlere Verhältniszahl p.

$$\frac{p_1 + p_2 \ldots + p_n}{n} = p.$$

Wie die geringen Schwankungen zwischen den gefundenen Verhältniszahlen zeigen, sind die Hassall'schen Körperchen durch die ganze Thymus ziemlich gleichmässig verteilt.

Nehmen wir nun an, es sei in jedem einzelnen durch das Organ gelegten Schnitt das Verhältnis der Gesamtfläche des Schnittes zur Schnittflächensumme der Körperchen dasselbe. Die Grösse dieses Verhältnisses ist uns durch die obenerwähnte. mittels Berechnung gefundene mittlere Verhältniszahl p gegeben. Dann dürfen wir uns zur beiläufigen Berechnung des Gesamtvolumens der Hassall'schen Körperchen die Thymus als einen geraden Zylinder vorstellen, in welchem die Substanz der Hassall'schen Körperchen zu vielen gerad-zylindrischen Säulchen angeordnet ist. Die Grundfläche des ganzen Zylinders (F) ist gleich der mittleren Gesamtfläche eines durch die Thymus gelegten Schnittes, und ebenso die Summe der Säulchengrundflächen (f) gleich der mittleren Schnittflächensumme der Hassall'schen Körperchen (in einem Gesamtschnitt). Die Höhen der geradzylindrischen Säulchen sind alle gleich der Höhe (h) des ganzen Zylinders.

Wie verhält sich nun das Volumen des ganzen Zylinders (Thymusvolumen = V) zur Summe der Säulchenvolumina (Gesamtvol. der Körperchen = v)? $V : v = F.h : f.h.$

Da die Höhen alle gleich sind, verhalten sich die Volumina wie die Grundflächen. $V : v = F : f.$ Nun ist F als Grundfläche des Zylinders gleich dem mittleren Flächeninhalte eines Organschnittes, f als Summe der Säulchengrundflächen gleich der mittleren Schnittflächensumme aller in einem Schnitt getroffenen Körperchen. Daher ist die mittlere Verhältniszahl p der numerische Ausdruck für das Verhältnis von F zu f. $V : v = p$; es gibt uns also p auch das Verhältnis des Zylindervolumens zur Summe der Säulchenvolumina. Mit anderen Worten: das Volumen der Thymus, durch p dividiert, gibt das Gesamtvolumen der in ihr enthaltenen Hassall'schen Körperchen. $v = \frac{V}{p}.$

II. Methode.

Da die erste Methode sehr mühsam war, vereinfachte ich sie später in einem Punkte, nämlich in der Berechnuug der Schnittflächensumme der Hassall'schen Körperchen in je einem durch das Organ gelegten Schnitt. Anstatt wie bei Methode I die Durchmesser sämtlicher in dem betreffenden Schnitt getroffenen Körperchen zu bestimmen, mass ich nur die Durchmesser jener Körperchen, welche in zehn Gesichtsfeldern des Schnittes (aus den verschiedensten Teilen desselben) zu sehen waren. Daraus berechnete ich mir den mittleren Flächeninhalt

der Schnittfläche eines Körperchens für den betreffenden Organschnitt. Mit schwacher Vergrösserung wurde dann die Anzahl sämtlicher Körperchen in diesem Schnitt bestimmt. Es sei n die Zahl der Hassall'schen Körperchen, welche in zehn Gesichtsfeldern eines bestimmten Schnittes zu sehen sind und deren Durchmesser gemessen wurden, und N die Zahl aller Körperchen im ganzen Schnitt. Dann ist $\frac{d_1^2 + d_2^2 \ldots + d_n^2}{n} \cdot \frac{\pi}{4}$ der mittlere Schnittflächeninhalt eines Hassall'schen Körperchens in dem betreffenden Gesamtschnitt, und die Schnittflächensumme aller Körperchen in diesem Schnitt $f = \frac{d_1^2 + d_2^2 \ldots + d_2^2}{n} \cdot \frac{\pi}{4} \cdot N$.

Der weitere Vorgang war ganz derselbe wie bei Methode I.

Beide Methoden ergaben, an einem und demselben Organ miteinander verglichen, ganz ähnliche Resultate.

Mittels dieser beiden Methoden habe ich das Gesamtvolumen der Hassall'schen Körperchen in der Thymus eines neugeborenen Kindes (Nr. 1) bestimmt. Diese Thymus bestand aus zwei grossen Lappen, welche durch Bindegewebe lose miteinander verbunden waren. Von dem linken sowie von dem rechten Lappen wurden senkrecht zur Längsrichtung des Organes in den verschiedensten Höhen Schnitte angefertigt, und zwar von jedem der beiden Lappen je zwölf. Die Schnittflächensumme der Körperchen wurde für die Schnitte des linken Lappens nach der ersten, für die Schnitte des rechten Lappens nach der zweiten Methode bestimmt. Ich fand folgende Zahlen:

Linker Lappen (Methode I).

Schnitt	Flächeninhalt des Schnittes	Schnittflächensumme der Körperchen	Verhältnis beider
1.	20,2 mm^2	0,108 mm^2	187
2.	44 „	0,194 „	227
3.	62,9 „	0,359 „	175
4.	116,4 „	0,618 „	188
5.	136,1 „	0,506 „	269
6.	120,8 „	0,555 „	218
7.	48,1 „	0,26 „	185
8.	149,8 „	0,191 „	123
9.	104,3 „	0,693 „	151
10.	136,6 „	0,666 „	205
11.	78,4 „	0,377 „	208
12.	29,3 „	0,123 „	237

Die Verhältniszahlen zeigen also Schwankungen zwischen 123 und 269.

Das mittlere Verhältnis für den linken Lappen ist 198.

Rechter Lappen (Methode II).

Hier fand ich ganz ähnliche Zahlen wie links. Die Verhältniszahlen schwankten zwischen 134 und 286. Das mittlere Verhältnis betrug für den rechten Lappen 214.

Wie man sieht, differiert diese Zahl nur um weniges von der für den linken Lappen gefundenen (198). Das Mittel aus beiden Zahlen gibt uns für die ganze Thymus das mittlere Verhältnis p = 206.

Das Volumen der alkoholgehärteten Thymus hatte 6,75 cm^3 betragen.

Das Gesamtvolumen der Hassall'schen Körperchen in dieser Thymus war also $= \frac{V}{p} = \frac{6750 \text{ mm}^3}{206} = 32,7 \text{ mm}^3$.

III. Methode.

Schliesslich habe ich von mehreren Organen aus verschiedenen Altersstufen je einen Längsschnitt angefertigt, in diesem Schnitt die Schnittflächensumme der Körperchen nach der ersten Methode bestimmt (d. h. durch Messung der Schnittflächendurchmesser sämtlicher in diesem Schnitt getroffenen Körperchen) und mir aus dem Volumen der alkoholgehärteten Thymus (V) und aus dem Verhältnis (p) der Fläche dieses einzigen grossen Schnittes zur Schnittflächensumme der darin getroffenen Körperchen einen Rückschluss erlaubt auf das Gesamtvolumen der Hassall'schen Körperchen in dieser Thymus (v). $v = \frac{V}{p}$.

So mangelhaft diese Methode aussieht, so hat sie sich doch als geeignet erwiesen, um einen raschen Überblick über das Verhältnis in verschiedenen Stadien zu gewinnen. Kleine Differenzen sind ja hier ganz ohne Bedeutung, und dass im übrigen die Ergebnisse auch dieser Methode vollkommen brauchbar sind, das zeigen die geringen Abweichungen von den nach den Methoden I und II bei gleichen Altersstufen gewonnenen Zahlen. Ich fand nach dieser Methode folgende Daten:

Thymus von einem	Vol. d. ganzen Thymus (V)	Verhältniszahl (p)	Nach d. Formel $v = \frac{V}{p}$ berechnetes Gesamtvol. d. Hassall'schen Körperchen (v)
7 mon. Embryo . . (24 cm Scheitel-Steiss)	3833 mm^3	934	4,6 mm^3
Neugeb. Kind (Nr. 2)	7250 „	298	24,3 „
4 Monate alten Kind	10250 „	129	81,8 „
6 Monate alten Kind	13165 „	75	174,6 „

Da ich ermitteln wollte, wie sich das Gesamtvolumen der Hassall'schen Körperchen in den verschiedenen Stadien der Thymus zu dem Volumen des ursprünglichen Thymus-Epithels verhält, so hätte ich eigentlich das Volumen der Thymus von einem Embryo am Ende des ersten oder zu Beginn des zweiten Monates bestimmen müssen. Leider stand mir kein so junger Embryo zur Verfügung. Ich musste mich daher begnügen, die Thymus-Volumina etwas ältererEmbryonen (vom 3.Monat) zu messen, bei denen die Thymus nicht mehr rein epithelial war, sondern schon zum grössten Teil aus adenoidem Gewebe bestand. Und trotzdem war der Unterschied zwischen dem Volumen der ganzen (alkoholgehärteten) Thymus von den zwei untersuchten Embryonen aus dem dritten Monat und dem Gesamtvolumen der Hassall-schen Körperchen in Thymusdrüsen späterer Stadien noch immer so bedeutend, wie ihn die folgenden Zahlen erweisen.

Thymus eines	Vol. d. ganzen, alkoholgeh. Thymus
Embryo von 43 mm Scheitel-Steiss	0,94 mm^3
„ „ 78 „ „ „	6,8 „

Thymus eines	Gesamtvol. d. Hassallschen Körperchen
7 monatl. Embryo	4,6 mm^3
Neugeborenen Kindes (Nr. 1) . .	32,7 „
Neugeborenen Kindes (Nr. 2) . .	24,3 „
4 Monate alten Kindes	81,8 „
6 Monate alten Kindes	174,6 „

Bei Embyronen im vierten und fünften Monat habe ich noch keine Hassall'schen Körperchen gesehen. Dabei ist jedenfalls bemerkenswert, dass sich bei einem Embryo von 15,5 cm Scheitel-Steisslänge noch gar keine Körperchen vorfanden,

während dieselben bei einem Embryo von 24 cm Scheitel-Steiss bereits ein Gesamtvolumen von 4,64 mm^3 erreicht hatten (also das fünffache des Volumens der ganzen Thymus von einem Embryo zu Beginn des dritten Monats.)

Was schon bei der einfachen Betrachtung der mikroskopischen Präparate sehr wahrscheinlich schien, dass nämlich die Hassall'schen Körperchen ein bedeutend grösseres Volumen einnehmen, als die ganze ursprüngliche Epithelanlage der Thymus, das ist durch die voranstehenden Angaben zahlenmässig bewiesen.

Mag auch mancher Einwand gegen die Genauigkeit dieser Methoden berechtigt sein, zweierlei geht aus den gewonnenen Zahlen hervor: Erstens, eine lange vor der Geburt beginnende und auch nach der Geburt anhaltende, ungeheure Massenzunahme der Hassall'schen Körperchen.

Zweitens erhellt aus diesen Zahlen, dass die ursprüngliche Epithelanlage der Thymus ganz unverhältnismässig klein ist im Vergleiche zum Gesamtvolumen der Hassall'schen Körperchen in Thymusdrüsen schon vom Beginne des 7. Embryonalmonates an. Denn das Volumen der Hassall'schen Körperchen ist schon in diesem Stadium fünfmal grösser als das Volumen der ganzen Thymus zu Beginn des dritten Embryonalmonats. Bei der Raschheit ihres Wachstums erreichen die Hassall'schen Körperchen beim Neugeborenen das 25—30 fache, beim vier Monate alten Kinde schon mehr als das 80 fache, bei einem sechs Monate alten Kinde (es war allerdings eine relativ grosse Thymus) sogar mehr als das 180 fache des Volumens der ganzen Thymus im dritten Embryonalmonat. Wenn auch bei den von mir angewendeten Methoden die Möglichkeit, Fehler zu begehen, eine sehr grosse war — diese Zahlen sind jedenfalls ausserhalb aller Fehlergrenzen gelegen. Bedenkt man nun, dass (wie die nach der Volumsbestimmung angestellte histologische Untersuchung ergab) diese Thymus aus dem dritten Embryonalmonat bereits überwiegend aus adenoidem Gewebe und Blutgefässen bestand, das gefundene Volumen von 0,94 mm^3 also weit grösser sein musste als das der noch rein epithelialen Thymus, so wird man einsehen, dass das Volumen der ursprünglichen Epithelanlagen, als deren letzte Reste Stieda die Hassall'schen Körperchen bezeichnet, von diesen noch um vieles mehr übertroffen wird, als obige Zahlen es andeuten.

Schon dieses Volumsverhältnis, ganz besonders aber die rasche Massenzunahme der Hassall'schen Körperchen, welche lange nach der Geburt anhält, ja in den späteren Perioden immer auffallender wird, machen es sehr unwahrscheinlich, dass diese Gebilde einzig und allein Reste aus einer früheren Lebensperiode sind. Solche Reste pflegt man sich funktionslos vorzustellen. Entstünden die Hassall'schen Körperchen bloss aus den Zellen des ursprünglichen Kiemenbogenepithels, dann müsste man es mindestens sehr auffallend finden, dass sich diese Zellen nicht nur zu einer Zeit, da sie durch das lymphoide Gewebe längst überwuchert sind, sondern auch späterhin noch so bedeutend vermehren.

Zum Schlusse erlaube ich mir, dem Vorstande des Physiologischen Instituts Herrn Prof. Sigm. Exner für die Wahl des Themas dieser Arbeit und dem Assistenten Herrn Dr. Konst. Economo für die Förderung, die er mir bei der Bearbeitung zuteil werden liess, meinen wärmsten Dank zu sagen.

Benützte Literatur.

1. Afanassiew: Archiv f. mikr. Anat. Bd. 14.
2. A. Ammann: Beitr. zur Anat. der Thymusdrüse. Basel 1882. Diss.
3. Born: Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 22.
4. Ecker: Art. „Blutgefässdrüsen" in Wagners Handw. d. Physiol. III. und Icon. phys. Tab. VI.
5. v. Ebner: Köllikers Handb. der Gewebelehre. III. B.
6. W. His: Anat. menschlicher Embryonen. Leipzig 1880.
7. Derselbe: Beitr. zur Kenntnis der zum Lymphsystem gehörenden Drüsen.
8. Kölliker: Embryologische Mitteilungen. Festschrift Naturforsch. Ges. Halle 1879.
9. Derselbe: Entwicklungsgeschichte. II. Aufl.
10. Derselbe: Mikroskopische Anatomie.
11. F. Maurer: Schilddrüse und Thymus der Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. XI.
12. Derselbe: Schilddrüse und Thymus der Amphibien. Ebendort. Bd. XIII.
13. Nusbaum: Thymusinvolution. Physiol. Zentralblatt. 1902.
14. Schaffer: Sitzber. d. k. Akad. in Wien. 102. B.
15. Derselbe: Sitzber. d. k. Akad. in Wien. 103. B.
16. Derselbe: Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1891.
17. L. Stieda: Untersuchungen über die Glandula thymus, Gl. thyreoidea und Gl. carotica. Leipzig. 1881.
18. Virchow: In seinem Archiv. III. B. S. 222.

Aus dem anatomischen Institut in Bern.

Über die Beziehungen zwischen dem Blutgefässsystem und den Zellen der Nebenniere.

Von

Lydia Félicine.

Hierzu Tafel XI und XII.

Bei der Untersuchung der Nebennieren verschiedener Säugetiere fällt vor allem die grosse Mannigfaltigkeit der Form ihrer Zellen auf. Wenn man mit der Betrachtung an der Zona glomerulosa beginnt und allmählich gegen das Zentrum des Organes vorrückt, ist man über den schnellen Wechsel des Charakters des Protoplasmas und der Verhältnisse der Lage, Grösse und Nukleolen der Kerne geradezu überrascht. Es ist aber auch andererseits im höchsten Grade auffallend, wie sehr die feinere Struktur des Organes einer gegebenen Tierspezies z. B. des Meerschweinchens von Fall zu Fall wechselt. Man trifft hier die allerverschiedensten Bilder, wahrscheinlich je nach dem physiologischen Stadium. Desto eigentümlicher ist nun die Tatsache, dass, soweit man es heute beurteilen kann, das von der Nebenniere gelieferte Sekret in seinem chemischen Charakter und in seiner physiologischen Wirkung (Steigerung des Blutdruckes) bei verschiedenen Tieren identisch zu sein scheint; es können sich wenigstens die von verschiedenen Tieren stammenden Nebennierenextrakte für physiologische und pharmakologische Zwecke weit mehr gegenseitig vertreten, als es für manche andere Organsäfte der Fall zu sein scheint. Es ist daher die Schlussfolgerung unabweisbar, dass die verschiedenen Bilder und morphologischen Strukturen uns im Grunde genommen nur sehr wenig Aufschluss über den Charakter und das Wesen, geschweige denn über den Chemismus der Nebennierenzellen geben. Mögen die Zellen anscheinend auch noch so verschieden geformt und gebaut, mag das Plasma kompakt oder vakuolisiert sein, — mag sich der Kern blass oder dunkel färben, mag er einen oder mehrere Nukleolen besitzen, so haben doch alle hier in Betracht kommenden Zellen etwas spezifisches, allen gemeinsames in sich; sie verrichten vermöge

einer unserer Wahrnehmung entgehenden Einrichtung die gleiche Arbeit, liefern überall ein wenn nicht identisches, so doch wenigstens sehr ähnliches Sekret. Die Zellen der Nebenniere scheinen somit ein klassisches Bild dafür zu liefern, wie wenig die funktionellen Verrichtungen der Zellen sich in ihrem gröberen Bau abzuspiegeln brauchen. Der ausserordentliche Formwechsel der Nebennierenzellen trägt meiner Ansicht nach die hauptsächliche Schuld an den vielfachen Kontroversen über die vermutliche sekretorische Funktion der Rinde und der Marksubstanz.

Ein unbefangener Blick auf einen Schnitt durch das Organ macht sofort den Eindruck, dass es sich um zwei strukturell und funktionell gänzlich verschiedene Abschnitte — Rinde und Mark — handeln muss. Dieser Anschauung wird auch mit grosser Entschiedenheit von mehreren Autoren in ihren Abhandlungen über die Nebenniere Ausdruck gegeben. So sagt z. B. Swale Vincent: „These organs consist of two separate and distinct glands, cortex and medulla."

Guieysse kommt auf Grund seiner Untersuchung der Nebennieren des Meerschweinchens zum Ergebnis, dass nur der Rinde sekretorische Funktion zukommt, dass dagegen die funktionelle Bedeutung der Marksubstanz völlig dunkel bleibt. Er tritt mit grosser Entschiedenheit für die scharfe Sonderung der beiden Teile der Nebenniere ein. Die embryologische Erforschung der Nebennieren führte die meisten Untersucher zu einem ähnlichen Ergebnis. Manche Forscher auf diesem Gebiete vertreten den Standpunkt, dass an der Entstehung der Rinde epitheliale Zellen beteiligt seien, das Mark dagegen von sympathischen Zellen herrühre. Es wurden aber auch andere Ansichten über die Entstehung der Marksubstanz und ihr Verhalten zur Rinde geltend gemacht. So wurde schon von Gottschau die angebliche nervöse Herkunft der Markzellen geleugnet und die Möglichkeit eines Überganges der Rindenzellen in das Mark ernstlich in Betracht gezogen. Der neueste Autor auf diesem Gebiete, A. Roud (Contribution à l'étude du développement de la capsule surrénale de la souris) stellt ebenfalls eine zweifache Herkunft der Nebenniere in Abrede. — Er fand vielmehr eine indifferente, aus eigentümlichen Zellen bestehende embryonale Nebennierenanlage, in welcher eine nähere Differenzierung am 18. Tage beginnt. Die Differenzierungsvorgänge laufen gleichzeitig sowohl

im Zentrum, wie an der Peripherie des Organes ab. Deutliche Übergänge zwischen Mark- und Rindenzellen finden zuweilen bis in sehr späte Stadien statt, ja kommen sogar beim erwachsenen Tiere vor. Bei solchen Widersprüchen ist es wohl zur Zeit nicht erlaubt, auf Grund der Entwicklungsgeschichte die Möglichkeit des Überganges der Rindenzellen in Markzellen direkt zu leugnen, unsere Präparate der Nebenniere der Maus sprechen jedoch in entschiedenster Weise gegen das Stattfinden eines solchen, wenigstens beim erwachsenen Tiere. Als Haupthindernis für einen Übergang der Rindenzellen in das Mark betrachte ich das dichte Gefässnetz, welches an der Grenze zwischen beiden Schichten verläuft. Am deutlichsten ist dieses Netz speziell bei den kleinen Nagern, der Maus und der Ratte zu sehen. Insbesondere bei diesen Tieren konnte ich nun zahlreiche Mitosen, nicht nur in der Rinde, wo sie bei sämtlichen Tieren zu finden sind, sondern auch im Mark (viel seltener) beobachten. Diese letztere Tatsache scheint mir von einer gewissen Beweiskraft gegen die Wahrscheinlichkeit des Überganges, bezw. der fortschreitenden Umwandlung von Rinde in Mark zu sein, da ja die etwa bei der Sekretionstätigkeit zugrunde gehenden Markzellen ihren Ersatz durch Teilung ihres gleichen und nicht durch Umwandlung nach innen gewanderter oder geschobener Rindenzellen zu bewerkstelligen scheinen. Ein weiterer Beweis der Unmöglichkeit eines Überganges der Rindenzellen in Markzellen in Verbindung mit einer direkten Migration von aussen nach innen, bieten die Verhältnisse der Zona reticularis, wie sie besonders deutlich beim Igel, aber auch bei der Ratte zum Ausdruck kommen. — Jede Zelle der Reticularis ist von dichtem Bindegewebe umsponnen, ja eigentlich in eine bindegewebige Scheide eingebettet, sodass ihre Lage dadurch als fixiert erscheint. Er würde auch der Habitus der Rinde-, resp. der Markzellen, namentlich der Grössenunterschied im Reichtum an Protoplasma sehr entschieden dagegen sprechen. Bei der starken Vakuolisierung des ganzen Zellleibes einerseits, wobei sogar der Kern durch riesige Vakuolen zur Seite geschoben wird (Rindenzellen), bei der kompakten Beschaffenheit des Protoplasmas andererseits (Markzellen) und bei dem Fehlen jeder Spur eines allmählichen Überganges ist jede Annahme der Umwandlung der einen Zellenart in die andere unzulässig.

Unsere Untersuchungen führten uns ausserdem zu der Überzeugung, dass Rinde und Mark grundverschiedenen Funktionen obliegen, welche wohl beide für den Organismus gleich notwendig sein werden. Sowohl die Rinden- als auch die Markzellen können sich für sich vermehren, können für sich funktionieren, Zeichen von Erschöpfung ja sogar vom Absterben aufweisen. Für die Annahme einer Wanderung von der Peripherie zum Zentrum haben wir dagegen bis jetzt keine Anhaltspunkte gewonnen.

Der hier vertretene Standpunkt von der Spezifizität von Mark und Rinde berührt allerdings nicht die Möglichkeit einer temporär auftretenden Umwandlung der beiden Zellarten in einander, die an besondere Zustände des Organismus, wie Schwangerschaft, Brunstzeit, verschiedene Ernährungszustände und dergl. geknüpft sein könnte. Unser Material bietet keine in diesem Sinne zu deutenden Bilder bis auf ein Kaninchen, bei welchem in den Zellverband der Markzellen an der Peripherie des Markes hie und da typische Reticulariszellen eingeschoben sind. Die Deutung dieses Befundes bleibt unklar. Bezüglich des Überganges von der Rinde in das Mark wurde von mehreren Histologen, neuerdings von Flint, die Tatsache festgestellt, dass man in der Rinde zuweilen einzelne oder sogar ganze Gruppen von Markzellen trifft und auch umgekehrt, Rindenzellen im Mark. Diese Befunde kann ich ebenfalls bestätigen. Es ist aber nicht einzusehen, wieso diese Befunde für die Möglichkeit einer Umwandlung von Rinde in Mark verwertet werden dürfen.

Es ist darin wohl nur eine zufällige Verschleppung einer Zellengruppe zu erblicken, die wahrscheinlich noch in embryonaler Zeit, während des Vorganges der Anlagerung der Rinde an das Mark stattgefunden hat. Die vereinzelten Zellinseln können längere Zeit persistieren, weil es sich ja um ein noch zur Proliferation befähigtes Material handelt (Mitosen).

Es gelingt gar nicht selten in der Reticularis Zellen zu finden, welche auf den ersten Blick an Markzellen erinnern; ein näheres Eingehen auf ihre Struktur zeigt jedoch typische Abweichungen im Bau von den Markzellen, sodass ihre Spezifizität als Rindenzellen auch hier nicht in Frage gestellt werden kann (Kaninchen). Es bleibt nur noch übrig, zur weiteren Stütze des oben gesagten an die Beschaffenheit und Struktur der Nebennieren verschiedener niederer Wirbeltiere zu erinnern. Die

Suprarenalkörper der Teleostier und Ganoiden bestehen nur aus Rindenzellen, die Marksubstanz fehlt völlig.

Die Elasmobranchier besitzen zwar sowohl Mark als Rinde, beide Teile sind aber räumlich getrennt und liegen in einigem Abstande von einander. Die wirkliche genaue Verschiedenheit der beiden Abschnitte der Nebenniere ist somit wenigstens für einige Wirbeltiere direkt nachweisbar.

Es ist genugsam bekannt, dass das mikroskopische Bild der Rinde und des Markes ein sehr verschiedenes ist. Die Einteilung der Rinde in drei Zonen finde ich für sämtliche von mir untersuchte Tiere — Maus, Ratte, Meerschweinchen, Kaninchen, Igel, Mensch — gerechtfertigt. Die verschiedene Anordnung der Zellen in diesen drei Zonen wurde vielfach geschildert; ich möchte nur noch hervorheben, dass man bei einigen Tieren, namentlich der Katze, dicht unterhalb der Zona Glomerulosa eine Schicht stark vakuolisierter Zellen findet, welche Guieysse auch bei Meerschweinchen beobachtete und als „couche spongieuse" bezeichnete.

Die nähere Beschaffenheit der Zellen in den einzelnen Zonen kann folgendermassen kurz geschildert werden:

1) Zona glomerulosa.

Das Zellplasma ist nicht oder nur wenig kompakt, der Kern klein und zentral gelegen. Bei den meisten von mir untersuchten Tieren kommen in dieser Zone zahlreiche Mitosen vor. Die Form und Gruppierung der Zellen der Zona glomerulosa ist bei verschiedenen Tieren verschieden, so sind z. B. die Zellen der Glomerulosa des Hundes gewölbeartig peripher um meist radiäre Gefässe herum angeordnet; die einzelnen Zellen haben die Gestalt langer gedehnter Prismen; bei anderen Tieren sind die Zellen viel kürzer und breiter.

Die Zona fasciculata bietet ein etwas anderes Bild: die Zellen sind an Grösse denjenigen der Glomerulosa gleich, oder auch etwas grösser; sie zeigen im Gegensatz zu den Glomerulosazellen zahlreiche Vakuolen, welche an Menge von der Peripherie zum Zentrum hin zunehmen; der Kern ist durch andrängende Vakuolen aus seiner zentralen Lage verdrängt. Die Zellen in der Fasciculata haben annähernd prismatische ziemlich regelmässige Form, da sie in regelmässigen Reihen zwischen parallel verlaufenden

Gefässen eingeschaltet sind. Die Fasciculata der Katze zeigt die vorhin bereits erwähnte eigentümliche Gliederung in eine mit stark vakuolisierten Zellen ausgestattete „Couche spongieuse" (Guieysse) und in eine tiefere Schicht mit mehr kompakten, auch bei den anderen Tieren wiederkehrenden Zellen. —

In besonders hohem Masse ist die Vakuolisierung der Rindenzellen beim Meerschweinchen ausgesprochen, wo Zellleib und Kern zuweilen völlig zurücktreten und durch eine kolossale Vakuole verdrängt werden. Solche Zellen werden sehr häufig und ganz unabhängig vom Geschlecht und physiologischen Zustande des Tieres vorgefunden. Beim Kaninchen scheinen dagegen ähnliche Vakuolen völlig zu fehlen: das Protoplasma bildet hier vielmehr, ähnlich wie auch bei der Ratte, ein feines, regelmässiges Wabenwerk.

Die Reticularis bietet hinsichtlich der einzelnen Zellen gegenüber der Fasciculata keinerlei Besonderheiten. Die Vakuolisierung der Zellen ist fast ebenso bedeutend, wie in der vorhergehenden Zone. Die Zellen liegen jedoch nicht mehr reihenförmig, sondern, indem sie sich dem durch die Gefässe gebildeten dichten Netze anpassen, sind sie gruppenweise in den Maschen des letzteren gelagert. An Grösse stehen die Reticulariszellen denjenigen der übrigen Rinde um ein bedeutendes nach. Eine Eigentümlichkeit in der Verteilung des Protoplasmas ist in den Reticulariszellen des Kaninchens anzutreffen: man kann öfters zwischen drei zusammenstossenden Zellen eine scharf begrenzte dreieckige Lücke oder zwischen zwei Zellen (Fig. 1) eine solche von mehr ovalem Querschnitt wahrnehmen, eine Lücke, von der man nicht mit Sicherheit sagen kann, ob sie ein interzelluläres Kanälchen oder ein durch Schrumpfung entstandenes Kunstprodukt ist. Die bei Eisen-Hämatoxylin schwarze Konturierung kann wohl durch Anhäufung von Farbe an den Wänden des engen Spaltes erzeugt werden. Die dem kleinen interzellulären Raume zugekehrten Plasmaabschnitte sind durch ihre Dichtigkeit und dunkle Färbung von dem übrigen, vakuolisierten Protoplasma deutlich unterschieden.

Eine sichere Deutung dieses Bildes konnte vorläufig nicht gegeben werden.

Die Gefässverhältnisse der Rinde der Nebenniere wurden von den meisten Autoren in der Weise geschildert, dass von den an die Organoberfläche herantretenden Arterien sich

reichliche Zweige senkrecht in das Innere der Rinde einsenken und in regelmässigem Radiärverlauf durch die Fasciculata ziehen. — An der Grenze der Reticularis angelangt, bilden die Gefässe ein dichtes Netz, welches durch seine Maschen die eigentümliche Anordnung der Zellen verursacht. Die Gefässversorgung der Rinde scheint demnach vorwiegend arteriell zu sein, und zwar im Gegensatze zum Mark, welches ein reichliches venöses System besitzt.

Über die nähere Beschaffenheit der kleineren zwischen den Zellsträngen der Fasciculata und Reticularis und den Zellgruppen der Glomerulosa gelegenen Gefässe, sowie über die Beziehungen zu den Zellen selbst sind uns nähere Angaben nicht bekannt. Ebenso wenig wurden irgend welche spezielle Abfuhrwege für die angeblich lebhaft sezernierenden Rindenzellen beschrieben. Ein nach dem gewöhnlichen Verfahren fixiertes und gefärbtes Präparat ist auch gar nicht imstande, uns eine Vorstellung davon zu geben, wie intim die Beziehungen der Blutgefässe zu den Zellen der Rinde sind.

Es ist auch bis jetzt die wichtige Tatsache unberücksichtigt geblieben, dass wir es in den kleinsten Gefässen und Kapillaren der Rinde nicht mit völlig geschlossenen Wänden und nicht mit einer Zirkulation des Blutes bloss innerhalb derselben zu tun haben, sondern dass durch grössere Defekte in der Endothelialauskleidung ein Austreten des Blutes oder wenigstens des Plasmas aus den Gefässen in die peri- und interzellulären Räume ermöglicht ist, kurz, dass die Zellen direkt vom arteriellen Blut umspült werden.

Diese eigentümlichen Beziehungen der Zellen zu dem Gefässsystem wurden von uns durch vitale Infusion von feinst zerriebener Tusche aufgedeckt.

Als Versuchstiere dienten uns Ratte, Kaninchen und Meerschweinchen; die besten Resultate erzielten wir bei der Ratte.

Das Tier wurde sehr tief ätherisiert, — der Brustkorb schnell und ohne Blutverlust aufgeschnitten, das in schnellem Tempo (Ätherwirkung) schlagende Herz vorsichtig durch die Wunde herausgeholt, durch einen kleinen Stich in die linke Kammer wurde eine feine Kanüle in die Aorta eingeführt und um die Kanüle durch die Herzwand wurde eine Ligatur angelegt. Die ziemlich verdünnte Tusche-Kochsalzlösung wurde unter schwachem Druck — ca. 80—100 cm Druckhöhe der Lösung —

in rhythmischen, den Herzschlägen entsprechenden Absätzen in kleinen Mengen zu ca. 2—3 ccm eingeführt. Das Herz arbeitete weiter, die Tusche wurde somit gewissermassen auf natürlichem Wege mit dem Blutstrom den Organen zugeführt und konnte gleichmässig überall bis in die feinsten Gefässe gelangen. — Bei Anwendung der Infusion in die jugularis bleibt zu viel Tusche im kleinen Kreislauf an den Wänden der Gefässe abgesetzt. Um den Blutdruck durch die Einführung der ziemlich bedeutenden Mengen von Flüssigkeit (50 ccm. Ratte) nicht zu steigern, wurde eine kleine periphere Vene angeschnitten und durch sie liess man das Blut heraussickern.

Die Ergebnisse der Versuche waren nicht in allen Fällen die gleichen. Es gelangte die Tusche bald nur in die grösseren Gefässe, in vielen Fällen aber in die weiter unten zu beschreibenden interzellulären Räume; es ist ziemlich schwer, die richtige Konzentration der Tuschelösung herauszufinden, bei welcher das letztgenannte Resultat auftritt. Der Erfolg der Injektion konnte sofort an der Rinde der Nebenniere geprüft werden: war sie gelungen, so war das gelbe Organ gleichmässig grau verfärbt; in anderen Fällen waren nur die makroskopisch sichtbaren Gefässe schwarz. Es kommt auch häufig vor, dass die eine oder die andere Arterie durch Verstopfung an der Aufnahme der Tusche verhindert wird; der von ihr versorgte Rindenbezirk bleibt dementsprechend gelb. Um bei Herausnahme der Nebenniere Blut und Tuscheverluste und anfällige Verschiebungen der Tuscheablagerungen zu verhindern, tut man am besten, für kurze Zeit das ganze Tier in grosse Mengen der Fixierungsflüssigkeit einzulegen und erst nach ein paar Stunden, nach erfolgter Blutgerinnung die Nebennieren herauszuschneiden und weiter zu fixieren. Man kann aber auch alle grossen Gefässe unterbinden und das Organ sofort herausnehmen. Das Tier starb gewöhnlich noch während der Operation; es wurde andernfalls sofort nach der Operation getötet und jeweilen in Zenker'scher Flüssigkeit fixiert.

Das mikroskopische Bild (Färbung mit Hämalaun-Eosin) war nun in gelungenen Fällen folgendes (Fig. 2—3, Ratte): Die kleinen interzellulären Räume waren in allen Rindenbezirken mti Tuschepartikeln ausgefüllt. Die Zellen der Glomerulosa und Fasciculata waren sogar von einem fast vollständigen, scharfen,

zierlichen schwarzen Kontur umgeben; die Tuschanhäufungen in der Reticularis, wo die Zellen kleiner, die interzellulären Räume grösser sind, waren noch mächtiger. Die Tusche drang aber nicht nur in die interzellulären Räume, sondern sogar ins Innere der Zellen ein (Fig. 2—3). Ich konnte mich bei der Ratte mit grösster Deutlichkeit von der Anwesenheit feiner intrazellulärer, mit Tusche ausgefüllter Kanälchen überzeugen. Die Kanälchen zweigen sich von den intrazellulären Spalten ab und heben sich mit grosser Schärfe vom hellrot gefärbten Hintergrund des Zellprotoplasmas ab. Ich konnte einige Male beobachten, wie ein intrazelluläres Kanälchen bis dicht an den Zellkern herantrat; in den meisten Fällen freilich wird in dem Schnitt nur ein Teil des Kanälchens getroffen. Man konnte sich stets überzeugen, dass die Kanälchen in keiner offenen Verbindung mit den zahlreichen Vakuolen stehen; nie habe ich die Tusche sich in dieselben ergiessen sehen, stets war der schwarze Inhalt der Kanälchen von einem deutlichen Saume des roten Protoplasma umgeben.

Ähnliche, wenn auch weniger deutliche Bilder nach vitaler Infusion konnte ich auch beim Kaninchen und Meerschweinchen auffinden. Beim ersteren konnte ich allerdings befriedigende Resultate nur mit wirklichen Farblösungen erzielen; die interzellulären Spalten scheinen hier zu fein zu sein, um den Tuschepartikeln Durchlass zu gewähren. Es muss zu diesen Versuchen mit Farbstoffen eine wässerige Farblösung gewählt werden, welche sich schnell und vollständig fällen lässt und bei guter Fixierung eine eventuelle Nachfärbung gestattet. Ich verwendete Toluidinblau, Fällung mit Sublimat, nachträgliche Molybdänierung (siehe Gurwitsch: zur Morphologie und Physiologie der Nierentätigkeit). Die Fällung der Farbe konnte nun an den oberflächlichen Partien des Organes schnell genug vor sich gehen; es waren somit nur die Zona Glomerulosa und Fasciculata zu brauchen, — in den tieferen Partien war das Bild durch starke Diffusion der Farbe und eine wirkliche Färbung der Zellen stark getrübt.

In den gut fixierten Partien konnte man die interzellulären Spalten als feine, scharf gezeichnete, aus kleinsten Körnchen von gefälltem Toluidinblau bestehende Linien erkennen. Die Zellkonturen waren durch diese Linien vollständig und allseitig umzeichnet. Dass es sich um tatsächliche Fällung von frei zirkulierendem Farbstoff und nicht um wirkliche Färbung der

Zellgrenzen (Kittsubstanz) handelt, ergibt sich: 1. aus der Farblosigkeit des Zellplasmas und der Zellkerne, 2. aus der Fällung des Farbstoffes in Form von Körnchen, was bei Fixierungen einer echten Färbung mit Toluidinblau nie der Fall ist (wie sich aus anderen Stellen des Präparates nachweisen lässt). Ganz ähnliche Bilder wurden neuerdings von Ciaccio unter Anwendung der Golgi'schen Methode für endozelluläre Netze beschrieben. Den Beobachtungen von Ciaccio könnte allerdings der Einwand gemacht werden, dass durch Reduktionsbilder des Ag NO^3 die Natur der Streifen als wirklicher Kanäle durchaus nicht bewiesen erscheint, da ja auch Kittsubstanzen usw. das Ag. NO^3 zu reduzieren vermögen, wie ja auch das Wesen des „Apparato reticolare“ noch durchaus dunkel ist. Unsere Bilder vermögen dagegen für die Deutung derjenigen von Ciaccio eine Stütze zu bieten und ergänzen sich mit denselben gegenseitig.

Es wurde bereits oben hervorgehoben, dass die Rinde ausschliesslich von arteriellem Blute versorgt wird; die intrazellulären Blutwege, welche durch unsere Injektionen nachgewiesen wurden, führen somit arterielles Blut oder wenigstens Blutplasma nicht nur bis an die Zelloberfläche heran, sondern vermöge der intrazellulären Kanäle sogar in das Zellinnere hinein; die Spalten sind allerdings meistens zu klein, um auch den Blutkörperchen den Durchtritt zu gewähren, das Blutplasma aber kann ungehindert ins Innere der Zellen und in ausserordentlich tiefgehende Berührung mit dem Zellleib gelangen.

Diese so merkwürdig reiche Blutversorgung der Rindenzellen muss meines Erachtens, abgesehen von der Bedeutung für die Zellernährung, auch in einer anderen speziellen Funktion der Rindenzellen ihren Grund haben. Es wird im Folgenden wahrscheinlich gemacht werden, dass, entgegen der vielfach geltenden Ansicht diese Funktion nicht in einer Sekretion von den Zellen in das Blut hinein, sondern umgekehrt in einer Stoffaufnahme aus dem Blute seitens der Zellen, und zwar höchstwahrscheinlich in einer Entgiftung des Blutes besteht.

Ich stelle mich mit dieser Behauptung in einen Gegensatz zu mehreren Autoren, u. A. zu Guieysse, welcher den Standpunkt vertritt, dass der Rinde ausgesprochene sekretorische Funktionen zukommen. Er stützt sich auf eine Reihe von Be-

obachtungen an trächtigen und nicht trächtigen Meerschweinchen, und auf ihr Verhalten im Vergleich zu den Männchen. Guieysse glaubt in der Zunahme der Vakuolisierung der Rindenzellen während der Schwangerschaft den Beweis für ihre sekretorische Funktion erblicken zu müssen. Der spongiösen Schicht soll seiner Ansicht nach die Ausarbeitung der flüssigen Bestandteile des Sekretes, vielleicht nur des H_2O und der Salze zufallen, die Zona fasciculata dagegen liefere die übrigen, festeren Bestandteile des Sekretes, welche sich in dem von der vorhergehenden Schicht gebildeten Sekret lösen sollen. Die dritte Schicht, die Reticularis, soll sich durch ihren Pigmentgehalt und die „corps sidérophiles" auszeichnen. Die ganze Menge des Sekretes soll sich nun in die venösen, in der Marksubstanz gelegenen Sinus ergiessen. Es bleibt in Guieysse's Beschreibung völlig unaufgeklärt, welchen Weg die durch die verschiedenen Schichten erzeugten Sekretbestandteile einschlagen. Gelangt das Sekret direkt ins Blut, oder dringen die Produkte der distal gelegenen Zellen auf anderem Wege in die mehr zentral gelagerten Regionen? Es fehlt bei Guieysse jeder Nachweis von speziellen Ausführungsgängen, die ja meines Erachtens notwendig vorhanden sein müssten, wenn man die kolossalen Sekretmengen in Betracht zieht, die nach Guieysse's Ansicht von den Zellen, die von Sekretvakuolen strotzen, geliefert werden müssen.

Ich konnte aber trotz aufmerksamen Studiums meiner Präparate bei verschiedenen Tieren und verschiedenen Färbemethoden keine Spur eines ableitenden Kanalsystems entdecken. Der andere für die Entleerung des Sekretes noch mögliche Weg — seine Ausstossung direkt in das Blut ist in diesem Fall kaum denkbar, da die vorliegenden Bedingungen sehr ungünstig zu sein scheinen. Die Zellen kommen nicht mit venösem, sondern direkt mit arteriellem unter relativ hohem Druck stehendem Blut in Berührung. Dass die anzunehmende, das Sekret ausstossende Kraft dem Blutdrucke nicht gewachsen ist, erhellt schon daraus, dass die im Blut suspendierten Tuschpartikeln so leicht bis in die feinsten Interstitien, ja sogar bis in die Zellen hinein vordringen; es kann somit kein gegen die Richtung des Blutdruckes gerichteter Strom in den interzellulären Räumen oder intrazellulären Kanälen während des Lebens vorhanden sein.

Eine korpuskuläre Ausstossung von Sekret erscheint auch nach dem mikroskopischen Befunde der grossen Zellen sehr unwahrscheinlich; die Vakuolen sind von der Aussenfläche der Zellen stets durch eine deutliche, ununterbrochene Plasmalage geschieden; auch die intrazellulären, mit Tusche gefüllten Kanäle kommen nirgendswo mit einer Vakuole oder ihrem Inhalt in Berührung, sind vielmehr stets von denselben deutlich geschieden. Wir sehen somit, dass die Rindenzellen nicht für sezernierende Zellen angesprochen werden dürfen, sondern dass ihnen mit viel grösserer Wahrscheinlichkeit eine entgegengesetzte Funktion, diejenige der Stoffentnahme aus dem Blute zugeschrieben werden muss, wozu sie sich namentlich auch durch ihre Beziehungen zum Blutgefässsystem ganz besonders eignen. Die Entgiftungs-Arbeit der Zellen der ihrem Volum nach so geringen Nebenniere muss allerdings sehr bedeutend sein.

Wir wollen nun versuchen, unsere Hypothese näher zu begründen und die zu Gunsten derselben sprechenden Gründe anzuführen. Von Wichtigkeit ist für uns vor allem der chemische Charakter der Zelleneinschlüsse der Rindenzellen, d. h. ihrer zahlreichen Vakuolen. Alexander hat den Nachweis erbracht, dass die Nebenniere in ihrem Lecithinreichtum nur dem Gehirn nachsteht. Durch die Befunde von zahlreichen Autoren wissen wir, dass die Vakuolen fettartige Substanzen einschliessen. Mulon gibt neuerdings direkt an, es handle sich um Lecithin. Wie lassen sich nun diese reichen Lecithinanhäufungen erklären?

Zur Erklärung dieses auffallenden Lecithingehaltes stellt Alexander folgende Hypothese auf: Die Beziehungen der Erkrankungen des Zentralnervensystems zu denjenigen der Nebenniere, z. B. der Addison'schen Krankheit, welche mit einem Komplex von nervösen Störungen einhergeht, und ebenso auch die Beziehungen der Nebennierenaplasie zur Gehirnaplasie führen unwillkürlich auf den Gedanken, dass die Nebennierenzellen und die Gehirnzellen, welche beide durch den reichsten Lecithingehalt ausgezeichnet sind, in engsten Beziehungen zu einander, wenigstens in der Entwicklungsperiode stehen. Alexander vermutet nun, dass die Nebenniere als Vorratskammer und als Fabrik für das Gehirn dient und das für letzteres Organ notwendige Lecithin liefert.

Diese Aufstellung Alexanders kann nur den Wert einer Hypothese beanspruchen und stösst auf manche Schwierigkeit;

der Gedanke verdient aber jedenfalls alle Beachtung und die Nachprüfung der Frage, inwiefern das in den Vakuolen der Rindenzellen so reichlich aufgespeicherte Lecithin von denselben ausgeschieden oder sonstwie aufgebraucht wird, ist dringend geboten. Erst nach Aufklärung dieser Frage wird ein bestimmtes Urteil sowohl über die Richtigkeit der Hypothese von Alexander, als auch über die Funktion der Nebenniere möglich sein.[1])

Ich habe bereits oben erwähnt, dass bezüglich der Funktion der Rindenzellen mehr Anhaltspunkte für folgende Hypothese vorhanden sind: Die Rindenzellen sind in einer ganz besonderen Weise zur Aufnahme von verschiedenen, im Blute gelösten Stoffen, vielleicht giftigen Stoffwechselprodukten, somit zur Entgiftung des Blutes adaptiert, äussert sich doch auch der Ausfall der Nebennierentätigkeit in einer Autointoxikation des Organismus! Es wurde bereits oben der ausserordentlich intimen Beziehungen der Zellen zum Blut, und zwar vorwiegend zum arteriellen Blute Erwähnung getan. Der ausserordentliche Lecithingehalt der Rindenzellen, wobei das Lecithin im Gegensatze zu allen übrigen Körperzellen (auch zu den Markzellen) nicht chemisch gebunden zu sein scheint, führt uns auf die namentlich durch die Untersuchungen von Overton zu Tage getretene Wichtigkeit desselben für die Aufnahme der Stoffe von aussen. — Overton gelangte, wie bekannt, auf Grund ausgedehnter Untersuchungen zum Schlusse, dass nur diejenigen im umgebenden Medium zirkulierenden Stoffe im allgemeinen durch lebende Zellen aufgenommen werden, welche mehr oder weniger in lipoiden Stoffen (Lecithin, Cerebrin, Cholestearin, Protagon) löslich sind. Man muss somit annehmen, dass die Plasmahaut der Zellen einen lipoiden Überzug besitzt oder von Lipoiden imprägniert ist.

Wenn somit der Lipoidgehalt der Plasmahaut für die Durchlässigkeit massgebend ist, so liefern die lecithinreichen Granula der Rindenzellen den letztern die Möglichkeit, sämtliche in die Zellen gelangten Stoffe in höherem oder geringerem Masse aufzunehmen und aufzuspeichern. Von dem sogenannten Teilungs-

[1]) Es sei noch hervorgehoben, dass nach Alexanders Angaben der Lecithingehalt der Markzellen der Nebennieren noch reichlicher ist, wie derjenige der Rindenzellen. Das Lecithin scheint allerdings in letzteren Zellen chemisch gebunden, jedenfalls nicht abgespalten zu sein; es lässt sich weder morphologisch noch mikrochemisch nachweisen.

coefficienten der Löslichkeit der betreffenden Stoffe im Blutplasma, resp. im Lecithin, wird es natürlich abhängen, ob sie in den Rindenvakuolen in grösserer oder geringerer Konzentration aufgestapelt werden. — Wenn wir nun die Annahme machen, dass einige im Blutplasma gelöste toxische Stoffwechselprodukte, die bei Addison'scher Krankheit die Autointoxikation des Organismus verursachen, eine starke Löslichkeit in Lecithin aufweisen, so genügt dies, um ihre Aufspeicherung in der Nebennierenrinde und die Entgiftungsfunktion der letzteren zu erklären. — Dass diese Annahme an und für sich sehr zulässig ist, erhellt bei Berücksichtigung der Lösungsfähigkeit der Lipoide für viele Stoffe (Overton).

Die Rinde der Nebenniere ist somit unserer Ansicht nach kein sezernierendes Organ, sondern ein umgekehrt funktionierendes — ein Aufnahmeorgan. — Dass die Rinde in ihrem Bau keine Charaktere einer Drüse enthält, ergibt sich aus unserer mikroskopischen Schilderung. Es ist aber andererseits leicht einzusehen, wie sehr die eigentümlichen Beziehungen der Rindenzellen zum arteriellen Blutgefässsystem geeignet sind, die von uns angenommene Funktion zu fördern. Was das weitere Schicksal der im Lecithin aufgespeicherten toxischen Stoffwechselprodukte betrifft, so kann man sich denken, dass sie einer Zersetzung, vielleicht einer Oxydation anheimfallen und dass die dabei entstehenden niedrigmoleculären Zerfallsprodukte aus den Zellen ins Blut diffundieren können.

Wenn wir auf die feineren Verhältnisse im Baue der Rindengefässe eingehen, welche den Eintritt der corpusculären Elemente, somit auch des Blutplasma nicht nur in die feinsten interzellulären Spalten, sondern auch in die Zellen hinein ermöglichen, so muss zunächst festgestellt werden, dass es sich keinesfalls um feinste, von besonderer Membran oder Kruste geschlossene Röhrchen, etwa vergleichbar den Gallenkapillaren, handeln kann: eine Wandung ist nicht zu sehen: ebenso wenig findet man rundliche Querschnitte, wie sie bei röhrenförmigen Kanälchen notwendigerweise hie und da vorkommen müssten und ja auch tatsächlich bei Gallenkapillaren und interzellulären Drüsengängen sehr deutlich sichtbar sind; in unseren Tuschepräparaten müsste es sich um scharf umschriebene, rundliche Anhäufungen von Tusche handeln. Man sieht aber nur feine schwarze Linien, die gewöhnlich die

Zelle ringsherum umgeben und somit optische Schnitte durch Spalten sein müssen. Als einzige Erklärung bleibt die Annahme, dass die Wände der kleineren Gefässe, resp. der Kapillaren, nicht wie in den sonstigen Organen abgeschlossene Röhren darstellen, sondern an vielen Stellen Lücken besitzen.

Es ist mir auch ein direkter Nachweis dieses Verhaltens an Kapillarwänden gelungen.

Wie wir aus den Figuren 2 und 3 ersehen, erscheint hier das Lumen eines mittleren Kapillargefässes zum grössten Teil von jeder endothelialen Auskleidung entblösst; für die ganze Peripherie des Gefässes (Fig. 3) sind zwei sehr scharf gezeichnete und nach allen Seiten abgegrenzte Endothelzellen mit Kern sichtbar, welche nur einen Teil der anliegenden Fasciculatazellen zudecken und gegen den Blutstrom abgrenzen. Das Bild erinnert in gewisser Hinsicht an die durch von Kupffer für die Blutkapillaren der Leber gegebene Schilderung. Seine Figuren zeigen in einer ganz ausgesprochenen Weise auffällig weite Abstände der Endothelzellen, deren lange protoplasmatische Ausläufer untereinander netzartige Anastomosen bilden. Durch die so gebildeten Lücken zwischen den Endothelzellen kann wohl das Blutplasma und können unter Umständen auch Blutkörperchen eindringen. An unserer Abbildung No. 3 können wir uns nun überzeugen, dass an der vom Lumen abgewendeten Seite der Endothelzellen, zwischen ihnen und den Fasciculatazellen Tuschpartikel liegen. Demnach ist der Tusche resp. dem Blutplasma freier Zutritt zu den interzellulären Spalträumen gestattet. Ich glaube, dass die einzige Möglichkeit zum Austritt der Tusche aus der Blutbahn eben in der eigentümlichen lückenhaften Beschaffenheit der Gefässwand zu suchen ist, wie v. Kupffer sie für die Leber beschrieben hat und ich sie für die Rinde der Nebenniere nachweisen kann. Von Gefässrupturen kann bei meinem Verfahren keine Rede sein, da ja die Injektion keine forcierte war und ausserdem durch Öffnen einer Vene für freien Abfluss des Blutes gesorgt wurde. Abgesehen von der Lückenhaftigkeit des Endothelbelages sind freilich die Unterschiede der Kapillarwand der Leber und der Nebenniere sehr bedeutend, infolge der eigentümlichen Verhältnisse der Sternzellen der Leber. Letzteren kommt nach von Kupffer's Untersuchungen eine sehr hochgradige Fähigkeit der Phagocytose zu. Sie verschlingen

nicht nur Erytrocyten, sondern auch massenhaft Tuschpartikel, sie besitzen lange, zum Teil wohl amöboide Fortsätze. Eine ähnliche Funktion ist nun offenbar beim Gefässendothel der Rindengefässe der Nebenniere nicht vorhanden: die Endothelzellen besitzen hier keinerlei protoplasmatische Fortsätze mit Anastomosenbildung. Ich kann mit Sicherheit behaupten, dass die Lücken der Gefässauskleidung der Kapillaren der Nebennierenrinde durch Ausfall oder Fehlen ganzer Endothelzellen bedingt werden und den Austritt der gelösten und ungelösten Stoffe aus der Blutbahn ermöglichen.

Die Wichtigkeit der intrazellulären Kanäle für die Ernährung der Zellen und namentlich für die von uns angenommene Funktion ist ohne weiteres ersichtlich, da ja eine möglichst grosse Oberfläche die Aufnahme von Stoffen durch die Plasmahaut fördert.

Die in vielen Zellen durch die Arbeiten von Holmgren, Studnička u. A. beschriebenen Saftkanälchen werden gewöhnlich als ableitende Lymphwege angesehen. — Ein Beispiel von zuführenden Kanälchen ist durch die Injektionen von Schäffer Browicz u. A. in den Leberzellen bekannt geworden, in welchen man wirkliche intrazelluläre, von der Arterie aus injizierbare Blutbahnen nachweisen konnte [1]). Es ist im allgemeinen anzunehmen, dass für die Zuführung von Nährstoffen zu den Zellen viel speziellere und intimere Beziehungen zur Blutbahn notwendig sind, als für die Abfuhr von Elaboraten der Zellen, schon aus dem Grunde, weil die Stoffwechselprodukte, welche die Zellen verlassen, meistens relativ niedrigmolecular und somit leichter diffusibel sind, als die den Zellen zugeführten Stoffe. Bei unserer Annahme einer entgiftenden Funktion der Rinde der Nebenniere und der Zersetzung der von den Rindenzellen aufgenommenen toxischen Stoffwechselprodukte innerhalb der Zellen wird deshalb die weitere Annahme als sehr naheliegend erscheinen, dass, wie wir bereits nachzuweisen versuchten, die inter- und intrazellulären Wege der Nebennierenrinde tatsächlich zuleitend sind. Wie wir gesehen haben, dringen die intrazellulären Kanäle tief in den Zellleib ein, um daselbst blind zu endigen. Es kann somit von einem zuführenden

[1]) Die Angaben von Browicz wurden übrigens von Oppel und Holmgren in sehr abfälliger Weise beurteilt.

Strom innerhalb derselben nur soweit die Rede sein, als deren Inhalt vom Zellleibe resorbiert wird. Um uns das leichte Eindringen der Tusche in dieselben zu erklären, müssen wir an eine, wenn auch geringe, durch den Resorptionsakt erzeugte Saugwirkung denken. Inwiefern das eben geschilderte Kanälchensystem auch für den diffusionellen Austritt von Stoffen aus den Zellen dienen kann, lässt sich aus naheliegenden Gründen nicht ermitteln; es sei nur hervorgehoben, dass jede Zelle mit irgend einer Seite einem in grösserer Ausdehnung wandlosen Gefässlumen anliegt.

Zur Vervollständigung des Bildes der Nebennierenrinde bleibt noch die Schilderung des bindegewebigen Stützgerüstes derselben zu geben. Die Bindegewebszüge folgen im allgemeinen den grösseren, „radiär" verlaufenden Gefässen und schicken feine Ausläufer zwischen die Zellgruppen und sogar zwischen die einzelnen Zellen des Parenchyms hinein.

Einzelne Fasern gehen zuweilen in transversaler Richtung ab. In der Reticularis, in welcher die Gefässe netzartig angeordnet sind, wird ebenfalls von Bindegewebszügen ein Reticulum gebildet, welches, von der Adventitia eines Gefässstammes ausgehend, radiär nach allen Seiten vordringt und die Reticulariszellen umspinnt; besonders deutlich habe ich diese Bilder beim Meerschweinchen gesehen. Die arteriellen Blutgefässe der Rinde, welche in der Reticularis ein Netz bilden, ergiessen nun, in das Mark angelangt, ihr Blut in die weiten venösen Stämme und Sinuse, welche der Marksubstanz der Nebenniere ein eigentümliches Gepräge verleihen.

Die Marksubstanz funktioniert wie eine echte Drüse, in ihr sind nun wirklich alle die zur Sekretion nötigen Einrichtungen und Strukturen gegeben, welche der Rinde fehlen. Die allgemeinen Bauverhältnisse der Marksubstanz sind, so wie ich sie aus meinen Präparaten habe erschliessen können, bereits in einer vorläufigen Mitteilung (Anatomischer Anzeiger 1902) von mir dargelegt und auch in der vorliegenden Arbeit von neuem zur Sprache gebracht worden. Die Anordnung der Zellen zu charakteristischen Markläppchen ist prinzipiell die gleiche bei allen von mir untersuchten Tieren, wie Feldmaus, Maus, Igel, Ratte, Meerschweinchen, Kaninchen, Rind, Katze und Kalb, sowie beim Menschen. Die Plasmastrukturen der Zellen sind dagegen sehr

verschieden. je nach der Tierspezies. Besonders auffallend ist die Beschaffenheit der Markzellen beim Igel, wo neben dem grossen Kern eine ebenso grosse Sphäre mit einem deutlichen Diplosoma sich von dem sehr lockeren, kaum färbbaren Cytoplasma abhebt. Beim Meerschweinchen haben die Markzellen ein ebenfalls ziemlich lockeres Gefüge, bei den übrigen Tieren ist die Struktur annähernd unter sich gleich, das Cytoplasma dichter, der Kern kleiner; von einer Sphäre ist nichts zu sehen.

Die architektonische Anordnung der Markzellen wird vollständig durch die Gefässverhältnisse des Markes beherrscht. Wenn wir ein Übersichtsbild der Marksubstanz eines Kaninchens (Fig. 4), welches wir unserer Schilderung zu Grunde legen wollen, betrachten, so fallen vor allem die zahlreichen Durchschnitte durch weite, dünnwandige venöse Gefässe auf. Das zur Venenwand gehörende Bindegewebe scheint im Anschluss an die Venen mitunter septenartig sich auszubreiten. Die Maschen des sehr weiten, durch die Venen und allfällige anschliessende Septa gebildeten Netzes sind durch Markzellen ausgefüllt. Auf diese Weise bilden die Markzellen miteinander gewissermassen ebenfalls ein Balkenwerk, welches mit dem Netzwerk der Gefässe (und Septa) alterniert. Es ist dabei natürlich nicht ausgeschlossen, dass die einzelnen Markbalken stellenweise plattenartig verbreitert sein könnten, ähnlich, wie solches bei den Leberzellbalken der Fall ist. In den Markbalken herrscht nun eine ganz eigentümliche Gesetzmässigkeit in der Anordnung der Zellen. Die Zellen bilden in epithelähnlicher Anordnung eine geschlossene Aussenschicht um einen mittleren lacunären Raum. Die Kerne der Zellen finden sich in den innern, der Lakune zugekehrten Enden der Zellen eingelagert, während die kernfreien, fast homogen erscheinenden Aussenzonen der Markzellen die Oberfläche des Markbalkens einnehmen und vorzugsweise den grossen Venen und anschliessenden Septa zugewendet sind. Die lakunären Binnenräume oder Gangsysteme verlaufen nach dem Ausgeführten im Innern der Markbalken und verzweigen sich mit denselben, wobei es auch zur Anastomosenbildung zwischen denselben kommt, doch scheint es andererseits, dass in den Aussenbezirken des Markes, an der Grenze zwischen Mark und Rinde, die Lakunen blind endigen. Ist ein Markbalken der Länge nach getroffen, so sind die Markzellen um die Lakune palissadenartig angeordnet

und gleichzeitig ist ihre radiäre Anordnung zur anliegenden Vene deutlich hervortretend. Im Querschnitt durch einen Balken ist die zelluläre Begrenzung des lakunären Raumes einem ganz oder fast ganz zum Ring geschlossenen Gewölbe zu vergleichen. Während im allgemeinen diese lakunären Binnenräume überall durch eine geschlossene Schicht von Markzellen von den Venen (und den ihnen sich anschliessenden Septen) getrennt sind, wird diese zellige Einfassung ab und zu durch eine Lücke unterbrochen. Durch diese Pforte tritt dann das Bindegewebe des lakunären Spaltes mit den grossen Venen, resp. ihrer bindegewebigen Umgebung in Verbindung, und das kleine lakunäre Gefäss mündet durch diese Lücke in die Vene (Fig. 4*).

Im allgemeinen sieht man die Balken des Markes zwischen benachbarten Venen hindurch miteinander zusammenhängen, ebenso wie ihre zentralen Lakunen (letztere brauchen auf dem Schnitt nicht notwendig mitgetroffen zu sein). Mitunter aber sieht man zwischen zwei Venen zwei Markbalken mit ihren Aussenzonen aneinander grenzen. Zwischen denselben findet sich dann eine enge Spalte, in welche das die Venen begrenzende Bindegewebe septenartig eindringt oder auch eine rinnenartige Ausbuchtung eines Sinus zur Ausfüllung eines grösseren Zwischenraumes, sich hineinzieht (Fig. 4). Überhaupt zeichnen sich die Venen, welche den von den Markbalken frei gelassenen Raum ausfüllen, durch ihre unregelmässige Gestalt aus, entsprechend ihrem Verhalten als Gebilde, welche die Schalträume ausfüllen zwischen mehr oder weniger zylindrischen Markbalken, die sich beliebig verzweigen. Die Markbalken scheinen, den tubulo-alveolären Drüsen analog, im grossen und ganzen ihre zylindrische Form beizuhalten, sowohl den umgebenden Venen als der Rinde gegenüber, und in diese sowohl der Länge nach in ihrem Verlauf, als auch stellenweise mit längeren oder kürzeren buckelartigen freien Seitensprossen sich hineinzuwölben. Die venösen Sinuse dringen ihrerseits, wie schon gesagt, vielfach mit spitzwinkligen Buchten und Rinnen zwischen die Markzylinder ein.

Grössere flächenhafte Ausbreitung der Markbalken und spaltartige Ausbreitung der im Innern gelegenen Lakune scheint im allgemeinen nicht vorzukommen; es müsste dabei ja doch ab und zu eine solche ausgebreitete Spalte flach getroffen sein, während man solche Bilder vermisst.

Ein Querschnitt durch einen Markbalken in seinem mittleren Verlauf oder ein beliebiger Schnitt durch ein blindes, gegen die Rinde anstossendes Ende bietet uns das Bild, welches wir in unserer vorläufigen Mitteilung (Anatomischer Anzeiger 1902) mit dem Namen der „Markläppchen" belegt haben; wir werden statt dessen im weiteren nun auch die Bezeichnung „Markzylinder" oder „Markbalken" gebrauchen, indem wir von den vorkommenden buckel- oder gewölbeartigen Vorsprüngen in ihrem Verlauf absehen.

Das eigentümliche, im Innern der Markbalken gelegene, oben erwähnte Gangsystem der Lakunen ist besonders deutlich bei einigen Nagern (Meerschweinchen, Ratte und namentlich Kaninchen) ausgesprochen; bei den andern von mir untersuchten Tieren lässt sich die Architektur der Balken und der Zusammenhang ihrer einzelnen Teile nicht so leicht erfassen.

Wie sich aus der vorhergehenden Schilderung ergibt, ist die Lakune keinesfalls als ein wirkliches wandloses Gefäss, eine Vene zu erklären, wie es Manasse u. A. getan haben, wenigstens nicht beim Kaninchen; die Läppchenzellen sind nicht die Wand der Blutgefässe, ihre Zellen sind auch nicht als eigentümliche Unterbrechungen in die Gefässwand eingeschaltet, stellen vielmehr neben oder zwischen den Blutgefässen gelegene Gebilde dar, welche allerdings funktionell in einer ganz eigentümlichen Weise mit den Gefässen in Verbindung treten. Wenn man in der Mehrzahl der Fälle auf einem Quer- oder Schiefschnitt durch den Markzylinder auch Querschnitte der Gefässe an den oben erwähnten Stellen der „Läppchen" findet, so sieht man andererseits auch häufig genug Bilder, welche auf eine eigentümliche seitliche Abknospung des längsverlaufenden Gefässes hindeuten. Die Figuren 8, 8a und 9, welche benachbarten Serienschnitten entnommen sind, zeigen, wie die Wand eines quer getroffenen Gefässes einen seitlichen Ausläufer aussendet, der in den Hilus eines Markbalkens eindringt. Die aus Endothel mit bindegewebiger Bekleidung bestehende Wand des Gefässes verdünnt sich und wird an einer Stelle gänzlich durchbrochen (Fig. 8, 8a u. 9) Im Lumen findet sich auf dem in Fig. 8 abgebildeten Schnitte ein Erythrocyt; auf dem nächsten Schnitt (Fig. 9) ist das nicht völlig ringsherum geschlossene Lumen des Ausläufer-Gefässes länglich; das Klaffen desselben und eine gewisse Auffaserung etwa ähnlich dem von Weidenreich geschilderten bei den)

Milzkapillaren) ist hier noch deutlicher. In Fig. 8a mündet schliesslich der Seitenspross in das Hauptgefäss. Es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, dass eigentümliche Gefässsprossen frei in die Lakunen münden oder aus denselben entspringen. Die feinen Ausläufer der Gefässwände treten häufig direkt an die Zellen heran, sodass ein zuweilen recht enger Spalt die Kommunikation zwischen Lakune und Gefässlumen vermittelt (Fig. 10). Wie bereits erwähnt sind die mit Lücken versehenen Gefässsprossen oft auf längere Strecken in der Längsachse eines Markzylinders zu verfolgen, bis sie sich dann schliesslich ebenfalls in der eben angegebenen Weise auflösen. Trifft man sie auf einem Längs- oder Querschnitte, so ist ihre Mündung (resp. ihr Ursprung) an den grösseren, dünnwandigen, venösen, intralobulären Gefässen sehr leicht nachweisbar. — Wir sehen somit, dass die Verbindung der geschlossenen Blutbahn mit dem Lakunensystem durch offene Seitensprossen des ersteren und nicht durch eine wirkliche Unterbrechung bewerkstelligt wird. Ob man nun die eigentümlichen offenen Gefässsprossen für Blutgefässe oder Lymphgefässe ansehen soll, ist schwer aus den Präparaten zu entscheiden; an Inhalt weisen sie, wenigstens nach dem Tode, sowohl Erythrocyten wie auch relativ zahlreiche Leukocyten auf (Fig. 8, 9). Die stofflichen Verhältnisse des Lakuneninhaltes, welche für den Charakter der Gefässsprossen als bestimmend angesehen werden müssen, werden unten erörtert werden.

Eine Lagerung der Zellen um einen grösseren lakunenartigen Raum herum wurde in dieser Form nur einmal, bei Carlier erwähnt, welcher die Lakune für einen venösen Sinus erklärt und die Aussenseite der Läppchen von einem arteriellen Netz umsponnen sein lässt. Wir vermissen jedoch bei Carlier jede Andeutung über ein innerhalb der Lakune verlaufendes oder in dieselbe mündendes Gefäss, was natürlich für die Deutung der Verhältnisse massgebend ist. Das Fehlen desselben hat wohl auch Carlier zur Annahme bewogen, die Lakunen für einen venösen Sinus zu erklären, während wir dagegen in den Lakunen eigentümliche perivaskuläre Räume erblicken. Unsere Befunde an der Marksubstanz der Ratte schliessen sich der Carlier'schen Schilderung besser an, indem wir hier in den Lakunen die einmündenden Blutgefässe vermissen, hier somit ihrer Deutung als venöser, wandungsloser Sinuse an und für sich nichts im Wege steht (Fig. 6).

Was Carlier's Angaben über die angeblich arterielle Natur der an der konvexen Seite der Läppchen verlaufenden Gefässe betrifft, so glauben wir nicht, dass man diese Angabe mit voller Entschiedenheit aufrecht erhalten kann; wenn auch die relativ dicken Wände und das enge Lumen der betreffenden Gefässe namentlich bei der Ratte (Fig. 6) für ihre arterielle Natur sprechen, so sieht man andererseits ab und zu ihr direktes Einmünden in weite dünnwandige Gefässe, die hie und da zwischen den Läppchen verlaufen und zweifellos Venen sind. Die Dicke der Wand kann natürlich nicht für die Natur der Gefässe massgebend sein, handelt es sich doch nicht um Muskelzellenbekleidung, sondern nur um bindegewebige Elemente. Die grösseren, zwischen den Läppchen verlaufenden, vorhin erwähnten Venen bieten einige Eigentümlichkeiten: die Wand besteht einzig und allein aus Endothel, mit spärlichem, unterliegendem Bindegewebe, welches gleichzeitig die Kapsel der Läppchen bildet. Es sind aber auch unzweifelhafte, von mehreren Autoren bereits geschilderte Defekte in den Gefässwandungen vorhanden, wodurch es zustande kommt, dass stellenweise nackte Markzellen direkt aussen von venösem Blut bespült werden (Fig. 10); einzelne Zellgruppen können auch hie und da in das Innere des Gefässlumens etwas vorragen. Letzterer Umstand gab, wie bekannt, die Veranlassung zur Annahme, dass Zellgruppen von Venenstrom mitgerissen und weggeschwemmt werden, resp. dass protoplasmatische Zellteile in die Venen abgestossen werden (Gottschau). Dass dies als physiologischer Akt nicht vorkommt, lässt sich an gut konservierten Präparaten nachweisen. Die dem Blutstrom anliegenden nackten Zellgruppen sind aussen ebenso scharf und glatt konturiert, wie die Zellen des übrigen Parenchyms. Ebensowenig merkt man etwas vom einem corpusculären Sekrete, das von diesen nackten Zellbezirken direkt in das Venenblut hinein abgestossen wird, wie es noch neulich von Hultgren und Andersson geschildert wurde. Diese Autoren bilden in ihrer grossen Arbeit zahlreiche, bald innerhalb der Zellen, bald ausserhalb derselben gelegene Körnchen ab und halten dieselben für Sekret. Wenn ich auch die Anwesenheit dieser Körnchen bestätigen kann, so scheint mir doch die Annahme, dass es sich um Sekretionserscheinungen handelt, schon aus dem Grund sehr unwahrscheinlich zu sein, weil ja nur sehr kleine Zellbezirke

direkt dem Blute anliegen und weitaus die grössten Strecken von dem Venenlumen durch die Gefässwand getrennt bleiben. Wir gelangten vielmehr auf Grund unserer Untersuchung zum Schluss, dass die Sekretionsfläche der Zellen an den gegenüberliegenden, der Lakune zugekehrten, kernhaltigen Hälfte der Zellen zu suchen ist. Die innere, sezernierende Fläche der Läppchen begrenzt also die bereits vorhin erwähnte unregelmässig gestaltete, mit dem Venensystem durch eigentümliche Gefässsprossen in Verbindung stehende Lakune.

Bei näherer Untersuchung derselben, namentlich auf tangential zu ihrer Oberfläche geführten Schnitten (Fig. 7), gewahrt man eine grosse Anzahl meist feiner, interzellulärer Gänge, welche sehr deutlich das nach Zimmermann für ähnliche Gebilde typische Bild aufweisen, nämlich schwarze (Eisenhämatoxylin)-Linien im Flächenbild der Wand, und Punkte im Querschnittsbild, als Abschluss der interzellulären Kittsubstanz gegen das Lumen hin (Schlussleisten). Diese interzellulären Gänge, welche sehr häufig anzutreffen sind, liegen vorwiegend zwischen den äusseren, antinukleären, die konvexe Seite der Läppchen bildenden Abschnitten der Zellen. Es scheint allerdings, dass es sich um vergängliche, bald verschwindende, bald wieder entstehende und sich unter Umständen stark erweiternde Gebilde handelt, da sie sogar bei einem und demselben Tiere (Kaninchen) sehr stark, sowohl an Zahl wie an Grösse variieren. Da diese feinen Gänge in die grossen, weiten, unten geschilderten Lakunen münden und in dieselben ziemlich allmählich übergehen, scheint ihre Ausbildung mit dem Sekretionsstadium und der Sekretionsintensität innerhalb des Läppchens zusammenzuhängen. Sie werden wohl erst durch Dehiszenz der benachbarten Zellen behufs Abfuhr der Sekretionsprodukte der Zellen gebildet. Ebenso häufig wie zwischen zwei Zellen findet man solche Kanälchen auch in ansehnlicher Weite an Stellen, wo drei Zellen mit mehr oder weniger stumpfwinkligen Kanten zusammenstossen (Fig. 7, 10). Diese Kanälchen, in deren Wand 2—3 mit Eisen-Hämatoxylin stets scharf und schwarz gefärbte Schlussleisten verlaufen, und welche dadurch von Rissen leicht unterscheidbar sind, sind also von sehr schwankender Grösse und verlaufen von der äusseren konvexen Oberfläche der Läppchen, wo sie zuweilen unmittelbar unterhalb der Kapsel beginnen, gegen das Zentrum des Läppchens hin, wo sie sich in die Lakune ergiessen (Fig. 8, 10).

Die, die Lakune begrenzenden Zellen sind ausnahmslos mit ihrer breiteren Seite in der Aussenseite des Zellgewölbes (Querschnittsbild der Markzylinder) gelegen, mit ihrem etwas verjüngten Ende der Lakune zugekehrt. Die Zellkerne, welche in der Regel exzentrisch liegen, befinden sich ebenfalls an der lakunären, sezernierenden Seite der Zellen.

Die eigentümlich unregelmässige, meistens etwas zugespitzte Form der lakunären Zellenseiten verlangt eine spezielle Betrachtung. Bald sehen sie wie angefressen aus, bald lösen sie sich in einzelne läppchenartige Fortsätze auf; dabei bleiben sie zuweilen mit einem langen ausgezogenen Fusse an der benachbarten Zelle oder an der Gefässwand angeheftet (Figg. 8, 11 u. 12). Im auffälligen Gegensatz zu dieser Unregelmässigkeit der freien Zellfläche steht der ausgezeichnete Erhaltungszustand des übrigen Zellenleibes und des Zellkernes. Dieses, sowie das Fehlen von Schrumpfungserscheinungen oder von Ablösung der Zellen von der Aussenkapsel der „Läppchen", ferner die scharf konturierte Begrenzung der interzellulären Kanäle und der Wände der Lakunen lassen uns den Gedanken an ein etwaiges Kunstprodukt als Folge der Fixation, an ein Abreissen der nukleären Zellseiten von den Gefässen u. dgl., überhaupt an eine künstliche Entstehung der Lakunen ausschliessen. Das unregelmässige Aussehen der nukleären Zellflächen, ihr „Angefressensein" lassen vielmehr auf einen eigentümlichen, an dieser Stelle ablaufenden Sekretionsvorgang schliessen: es müssen die der Achse des Markbalkens zugewendeten Teile der Zellen bei der Sekretion einschmelzen und ihre Zerfallsprodukte müssen aus der Lakune durch den offen in sie mündenden Gefässspross weggeschafft werden. Das auf diese Weise gebildete Sekret lässt sich nun auch in vielen Fällen, aber durchaus nicht bei allen Tieren in Form feinster, im Lumen der Lakunen verteilter, mit Eisen-Hämatoxylin sich schwärzender Flöckchen nachweisen (Fig. 11). Diese Sekretflöckchen können natürlich möglicherweise erst durch Fällung bei der Fixierung entstanden sein; es lässt sich demnach nicht direkt entscheiden, ob auch das frische Sekret geformte Elemente enthält; wir glauben immerhin, dass die von Hultgren und Andersson in den grösseren Venen im frischen Blut und in fixierten Präparaten nachgewiesenen Sekretpartikel mit den unsrigen identisch sein dürften. Die Ausstossung oder Sekretion

derselben geschieht jedoch unserer Meinung nach nicht direkt aus den peripheren Teilen der Markzellen in die Venengefässe hinein, wie solches nach der Schilderung der skandinavischen Autoren stattzufinden scheint, sondern an der dazu speziell geeigneten, inneren lakunären, dem Kern benachbarten Sekretionsfläche und nach der Lakune hin. Es ist nun nicht daran zu denken, dass der Sekretionsvorgang mit einer vollkommenen Degeneration der Markzellen einhergeht. Abgesehen von ganz vereinzelt vorhandenen, degenerierten, vakuolisierten und in das Lumen der Lakunen abgestossenen Zellen (Fig. 8), scheinen die Zellen sowohl in ihrem ganzen Cytoplasma, wie auch namentlich im Kern stets wohlerhalten, ohne Spuren von Degeneration zu sein. Der Sekretionsmodus müsste demnach in einem nur partiellen Einschmelzen ihrer nukleären Seite und im Wiederaufbau des Eingeschmolzenen durch das intakt bleibende Cytoplasma und den Kern bestehen (merokrine Drüse Ranvier). Es verdient noch hervorgehoben zu werden, dass die oben erwähnten Sekretflöckchen nie innerhalb der engen interzellulären Kanälchen und Gänge gefunden werden. Ob man daraus den Schluss ziehen darf, dass das geformte Sekret nur von den angefressenen nukleären Flöckchen der Markzellen gebildet wird, und die seitlichen, einander anliegenden Flächen der Zellen in die dazwischen liegenden Kanächen nur flüssige Bestandteile sezernieren, bleibt immerhin dahingestellt. Die vorhin erwähnten, einzeln vorkommenden, degenerierten Zellen wurden bei einer Ratte in etwas grösserer Anzahl, teilweise noch im Verband mit den Läppchenzellen, meistens jedoch frei in der Lakune schwimmend vorgefunden. Über ihre Bedeutung konnten wir uns keine bestimmte Vorstellung bilden.

Die Beziehungen der Lakunen zum Blutgefässsystem wurden bereits im obigen geschildert. Das in der Lakune angesammelte Sekret wird wohl seinen Weg durch den in dasselbe mündenden Gefässsprossen nach der Vene hin einschlagen. Der Sekretionsdruck und die Anhäufung des Sekrets kann allerdings nicht sehr bedeutend sein, da eine vitale Tuschinfusion in die Aorta des lebenden Tieres schon genügte, um in einige, wenn auch nur vereinzelte Lakunen der Ratte Tuschpartikel einzuführen (Fig. 6). Auch findet man in vielen Lakunen des Kaninchens vereinzelte Blutkörperchen (Fig. 8), wobei allerdings das Vorwiegen der

Leukocyten ganz auffällig ist. Es dürfte sich daher vielleicht zum Teil um ein chemotaktisches, durch das Sekret hervorgerufenes, gegen den schwachen Sekretstrom gerichtetes Wandern derselben handeln.

Die Marksubstanz bietet uns, wie wir oben gesehen haben, ein exquisites Bild einer Drüse mit innerer Sekretion, ja strenggenommen das bis jetzt einzige in der Morphologie bekannt gewordene Beispiel derselben dar, da ja der Vorgang der inneren Sekretion bei vielen anderen Drüsen wohl eine physiologisch erschlossene, jedoch nicht eine morphologisch bewiesene Tatsache ist. Es ist nun von hohem Interesse, dass auch bei einer Drüse mit innerer Sekretion die für alle Drüsen geltende Eigentümlichkeit einer Polarität der sezernierenden Zellen, einer Trennung der dem zuleitenden Saftstrome zugekehrten und der sezernierenden Fläche durchgeführt ist, was ja für diese Art von Drüsen durchaus kein notwendiges Postulat ist: apriori musste auch mit der Möglichkeit gerechnet werden, dass die Sekretion durch Diffusion in dieselben Gefässe und an derselben Seite erfolgt, an welcher auch die Stoffaufnahme vor sich geht.

Wenn wir die Ergebnisse unserer Untersuchungen überblicken, so ist vor allem die Schlussfolgerung unabweisbar, dass eine tiefgreifende morphologische und physiologische Verschiedenheit zwischen der Rinde und dem Mark besteht. Die feineren morphologischen Verhältnisse, in Verbindung mit dem Ergebnis der vitalen Tuschinjektionen berechtigen uns zum Schlusse, dass wir es in der Rinde mit einem vorwiegend oder vielleicht ausschliesslich resorbierenden Organe, im Mark mit einer echten Drüse mit innerer Sekretion zu tun haben. Für beide Funktionen sind die morphologischen Vorbedingungen in einer ganz exquisiten Weise erfüllt.

Die Wahrscheinlichkeit dieser Schlussfolgerung ist ja schon durch die Tatsache des physiologischen Nachweises verschiedener Funktionen des Organes nahegelegt, es sind einmal entgiftende Funktionen anzunehmen, da die Erkrankungen oder das Fehlen der Nebennieren zu schweren Autointoxikationen des Organismus führen. Diese Entgiftung könnte allerdings auch seitens der Nebennieren durch eine Ausscheidung von Stoffen erfolgen, welche die im Blute oder Organen vorhandenen Toxine neutralisieren; die experimentelle Entscheidung darüber, welche

dieser Möglichkeiten in Betracht kommt, dürfte nicht allzu schwer fallen.

Es ist zweitens anzunehmen, dass von der Nebenniere bestimmte Stoffe dem Blut zugeführt werden, welche Steigerung des Blutdruckes bewirken, während sie vielleicht mit jener Entgiftung nichts zu tun haben. Die physiologischen Versuche ergeben nun in der Tat diese zweifache Tätigkeit der Nebenniere; es ergibt sich so von selbst die Frage, ob nicht diese doppelte Funktion auf verschiedene Bestandteile der Nebenniere verteilt ist. Für die blutdrucksteigernde Substanz ist das Mark als Lieferant verantwortlich zu machen. Abgesehen davon, dass in der Tat die Marksubstanz für eine Drüse angesprochen werden darf, welche wohl eine solche Substanz absondern könnte, erhellt dies ganz besonders aus den Versuchen von Swale Vincent, welcher grosse Drüsen von Rindenextrakt (bei Selachiern) den Tieren ohne jeden Erfolg injizierte, während kleine Dosen des Markextraktes Blutdrucksteigerung, grosse Dosen sogar tötlichen Ausgang zur Folge hatten.

Die Ergebnisse von Hultgren und Andersson, welche auch getrennt Rinde- und Markextrakt injizierten und dabei nur qualitative Unterschiede in der physiologischen Wirkung (bei der Rinde viel schwächer) konstatieren konnten, fallen dem gegenüber weniger ins Gewicht, da sie, wie aus ihren Angaben hervorzugehen scheint, als Material Nebennieren von Warmblütern benutzten, bei welchen beide Schichten makroskopisch voneinander unmöglich scharf zu trennen sind, wo es daher gar nicht ausgeschlossen erscheint, dass mit der Rinde auch Markteile mitgenommen wurden. Die Experimente von Swale Vincent dagegen beziehen sich auf Selachier, bei welchen beide Abschnitte räumlich ganz getrennt sind. Dass für die eigentliche sekretorische Funktion der Nebenniere, die Ausscheidung eines blutdrucksteigernden Stoffes, die Marksubstanz auch in ihrer morphologischen Beschaffenheit in exquisiter Weise geeignet ist, ergibt sich aus der obigen Schilderung derselben.

In gleicher Weise stimmen mit der von Swale Vincent gefundenen Wirkungslosigkeit des reinen Rindenextraktes unsere Befunde über den Bau der Rinde überein, nach welchen die Funktion der Rinde garnicht in der Sekretion und Abgabe eines besonderen Stoffes in das Blut bestehen kann. Bleibt für die

so mächtige Formation der Rinde eine drüsige Funktion ausgeschlossen. so werden dafür alle Einrichtungen derselben daraufhin, dass hier dem Kreislauf Substanzen entzogen werden. Dass es sich hierbei um eine Entgiftung des Organismus und um ein Unschädlichmachen der giftigen Substanzen handelt, ist allerdings nur eine der weiteren möglichen Annahmen. Soviel aber darf behauptet werden: Wenn überhaupt eine entgiftende Wirkung der Nebenniere besteht, so muss dieselbe der Rinde zugeschrieben werden.

Es erübrigt mir die angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Strasser, sowie Herrn Privatdozenten Dr. A. Gurwitsch für ihre gütige Unterstützung bei dieser Arbeit meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Bern, Juli 1903.

Erklärung der Tafeln XI und XII.

Fixierung: Zenker'sche Flüssigkeit. Färbung: Eisenhämatoxylin-Rubin mit Ausnahme von 2, 3 und 4, welche mit Rubin allein gefärbt sind.

Fig. 1. Zwei aneinanderstossende Fasciculatazellen des Kaninchens. Beide zeigen eine Plasmaanhäufung zwischen dem Kern und der Stelle ihrer Berührung, an welcher sich eine gangförmige intercelluläre Dehiscenz mit stark färbbaren Wänden findet.

Fig. 2, 3. Partien aus den Fasciculata der Ratte. Vitale Tuscheinfusion (s. Textseite 7). C. = Intracelluläre Kanäle mit Tuscheinhalt, B. = wandlose Gefässstrecken, E. = vereinzelte Endothelzelle mit retrocellulärer Tuscheanhäufung.

Fig. 4. Schematische Umrisszeichnung des Markes eines Kaninchens (Querschnitt). Dunkelgrau die Markzellen, hellgrau die umgebende Rindenpartie, weiss die Venen; schwarze Linien: die Grenzen der Markzylinder resp. Venenwände und Bindegewebssepta, rot: die innerhalb der Markzylinder gelegenen Gefässe und Bindegewebszüge; * = Kommunikationsstellen der letzteren mit den Venen; die weissen Aussparungen innerhalb der Markbalken deuten die Lakunen an. † Bindegewebssepta sind schmale Ausläufer der venösen Sinuse zwischen den Markzylindern. Die Konturen der Venen und der Markzylinder, die Stellen *, die Bindegewebssepta und die schmalen Ausläufer der venösen Sinus zwischen den Markzylindern sind genau nach dem Präparat eingezeichnet, das übrige schematisiert.

Fig. 5. Zwei Zellen aus dem Marke des Igels, mit Sphäre und Diplosoma.
Fig. 6. Markläppchen einer Ratte (vitale Tuscheinjektion), die interlobulären, spaltförmigen Gefässe, dicht mit Tusche gefüllt. Tuschepartikel im wandlosen lakunären Gefäss und zwischen den Zellen.
Fig. 7. Tangentialschnitt durch ein „Läppchen". Zahlreiche zwischen zwei und drei Zellen gelegene intercelluläre Kanälchen.
Fig. 8, 9. Zwei aufeinander folgende Querschnitte durch einen Markbalken „Läppchenbild". G. = in die Lakune offen mündender Gefässspross. In Fig. 8a der Schnitt durch den Gefässspross der Fig. 8 bei tieferer Einstellung.
Fig. 10. Schnitte durch zwei benachbarte Markzylinder mit unregelmässigen Lakunen. G. = Mündung eines Gefässsprosses in die Lakune, L. = wandlose Strecke einer kleineren interlobulären Vene, A. = Querschnitt durch einen Ausläufer des Lakune. Intercelluläre Kanälchen.
Fig. 11, 12. Tangentialschnitt durch Markzylinder. Unregelmässige Ausläufer der Lakunen; in 11 feine Flocken (Sekret?) im Innern der lakunären Räume.

Literatur.

Alexander, C.: Untersuchungen über die Nebennieren und ihre Beziehungen zum Nervensystem, in Zieglers Beiträge 1893, Bd. 11.

Browicz: Meine Ansichten über den Bau der Leberzelle, in Virchow's Archiv 1903.

Ciaccio, C.: Im Anatomischen Anzeiger 1903.

Carlier, E.: Note of the strukture of the suprarenal body, im Anat. Anz. 1893, Vol. VIII, No. 12, 13.

Félicine: Anat. Anz., Bd. 22, 1902.

Flint, Jos. Marsh.: The Blood-vessels, angio genesis, organogenesis, reticulum and histology of the adrenal. Vol. IX of the Johns Hopkims Hospital Reports.

Gottschau, M.: Über die Nebennieren der Säugetiere, speziell über die des Menschen, im Sitzungsbericht der phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg 1882, Nr. 4.

Derselbe: Struktur und embryonale Entwicklung der Nebenniere bei Säugetieren, im Archiv für Anatomie und Physiologie, Anat. Abt. 1893.

Guieysse, A.: Etudes sur la capsule surrénale de la cobaye, in Journ. de l'anatomie et de la physiol. 1901.

Gurwitsch, A.: Zur Morphologie und Physiologie der Nierentätigkeit, in Pflügers Archiv 1902.

Holmgren: Ergebnisse v. Merkel n. Bonnet. 1902.

Hultgren, E. O. und Andersson, O.: Studien über die Physiologie und Anatomie der Nebennieren, in Skandinavisches Archiv für Physiologie 1899.

v. Kupffer: Über die Sternzellen der Leber, im Archiv f. mikr. Anat. Bd. 48.

Manasse, P.: Über die Beziehungen der Nebennieren zu den Venen und dem venösen Kreislauf, in Virchows Archiv 1894, Bd. 135.

Mulon, C. R.: Soc. Biol. Paris 1902.

Overton: Jahrbuch f. wissensch. Botanik 34, 1900.

Derselbe: Vierteljahrsschrift d. Naturforschenden Gesellschaft Zürich Bd. 40, 44.

Roud, A.: Sur le développement de la glande surrénale de la souris. Lausanne 1902.

Swale, Vincent: The effects of subcutaneous injections of extracts of suprarenal capsulus, in Journ. of phys. 1897, Vol. 21.

Derselbe: On the general effects of extracts of the suprarenal capsules in Journ. of phys. 1897, Vol. 22.

Aus dem anatomischen Institut zu Bonn.

Ueber Neu- und Rückbildung im Ovarium vom Maifisch (Clupea alosa Cuv.).

Von

Dr. **Fr. Loewe.**

Hierzu Tafel XIII, XIV und XV.

Diese Arbeit ist mir von meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Frhr. von la Valette St. George, gütigst übertragen worden, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen verbindlichen Dank ausdrücke; sie wurde dadurch angeregt, dass in einem unweit Bonn zur Maifischzucht angelegten Schonrevier die Fische nur unvollständig oder garnicht abzulaichen schienen.

Das Material stammt grösstenteils von Tieren, die bei dem planmässig ausgeführten Abfischen des Schonreviers gefangen und ursprünglich nur zu Sammlungszwecken als makroskopische Präparate in Alkohol konserviert waren. Als der Plan gefasst wurde, die Generationsorgane dieser Fische histologisch zu untersuchen, um die Ursachen der Nichtvermehrung kennen zu lernen, konnte nur noch das Ovarium eines aus dem Schonrevier stammenden Fisches benutzt werden. Dazu wurde noch der Eierstock eines der zur Zeit der Eireife im Rhein aufsteigenden Maifische als Vergleichsobjekt genommen.

Zur Konservierung dieser zwei Organe wurde die Flemming-sche Lösung gewählt, da diese, abgesehen von dem Vorteil der Osmiumwirkung, die bei der Atresie von Follikeln nicht gut zu entbehren ist, gut und schnell genug in kleinere Stücke eindringt und mit Safraninfärbung, ausgezeichnete Bilder gibt. Die Resultate waren denn auch so vorzüglich, dass — stellenweise sogar ziemlich weit von der Oberfläche entfernt — die Astrosphäre gut erhalten war. Der Übelstand andrerseits, dass die Flemming'sche Lösung die Objekte spröde macht, was später in Rissen an den Schnitten bemerkbar wird, kann bei den scharfen Bildern, die mit dieser Methode erzielt werden, nicht in Betracht kommen.

Nach der Fixierung kleinster Stücke noch lebenden Gewebes mit dieser Lösung wurde das Material progressiv in Alkohol

nachgehärtet, mit absol. Alkohol, Xylol und Öl weiterbehandelt und in Paraffin von 50° Schmelzpunkt eingebettet. Dann wurden die Paraffinblöcke mit dem Mikrotom in Serien zerlegt, mit Eiweissglyzerin aufgeklebt und gefärbt.

Die Dicke der Schnitte betrug durchschnittlich 7—10 μ. Vollständig erhaltene dünnere Schnitte waren bei dem Material nicht zu erzielen und konnten auch gut entbehrt werden.

Ein Durchschnitt durch ein ganzes Organ wurde in Celloidin eingebettet und ebenfalls mit Safranin gefärbt.

Diese Präparate dienten hauptsächlich zur Untersuchung, während die in Alkohol konservierten (mit Hämatoxylin Delafield gefärbt) weniger herangezogen wurden.

Die Zeichnungen, deren Umrisse mit dem Abbé'schen Zeichenapparat festgestellt wurden, sind von mir selbst möglichst genau ohne Schematisierung, meist mit derselben Vergrösserung (Leitz Im. 1/16 Tub. 160, Oc. 4), damit dieselben einen direkten Anhalt über die Grössenverhältnisse geben, ausgeführt worden.

Herrn Prof. Dr. Nussbaum, der mich bei der Anfertigung dieser Arbeit in der liebenswürdigsten und weitgehendsten Weise tatkräftig unterstützt hat, spreche ich ebenfalls hier meinen aufrichtigsten Dank aus.

Es standen mir demnach drei Präparate von Fischen aus dem Schonrevier zur Verfügung, nämlich:

I. Ein Ovarium vom 27. Oktober 1899, konserv. in Alkohol.

II. Ein Ovarium vom 15. Juli 1901, frisch in Flemming fixiert.

III. Ein Ovarium vom 15. Juli 1901 in Alkohol gehärtet und

IV. Ein Ovarium eines im Rhein aufsteigenden Fisches vom 6. Mai 1902, frisch in Flemming fixiert.

Das Ovarium Nr. I ist vollständig normal gebildet, klein und wiegt gehärtet etwa 25 gr. Es enthält im Eileiter keine abgestossenen Eier und ebenso sind makroskopisch in den Follikeln keine laichreifen Eier mehr sichtbar.

Das Ovarium Nr. II (Fig. 2) stammt von einem 45 cm langen und 600 g schweren Fische; es ist mittelgross und enthält im dorsalen Eileiter nur wenige reife abgestossene Eier, im Eierstock selbst aber noch in den Follikeln gelegene grosse

Eier, die wohl noch abgelaicht werden sollten. — Gewicht desselben frisch 32 g. Die Entleerung der Eier hat also hier nicht gleichzeitig stattgefunden, sondern sie wäre in verschiedenen Etappen erfolgt. Ungünstige äussere Bedingungen müssen also die Ausstossung derselben aus den Follikeln und ihre Entleerung aus dem Eileiter verzögert haben, ein Vorgang, den Nussbaum[1]) für die Frösche in überzeugender Weise nachgewiesen hat.

Das Ovarium Nr. III (Fig. 3) stammt von einem 44,5 cm langen und 650 g schweren Tiere; es war klein und so zusammengefallen, dass es den Eindruck eines abgelaichten Hodens machte. Es enthielt im Eileiter eine grössere Zahl (etwa 300 in jedem) von reifen Eiern, die durch Streichen zu entleeren waren. — Die Follikel selbst enthielten keine laichreifen Eier mehr. Das Gewicht des Ovariums betrug frisch nur 12 g.

Das Ovarium Nr. IV (Fig. 1) gehörte einem grossen, schweren Fische an; es war ausserordentlich gross und wog gehärtet etwa 220 g. Es enthielt im Eileiter keine reifen Eier, wohl aber strotzte das Gewebe von zahlreichen, fast laichreifen Follikeln.

Da die Gewichtszahlen teils von gehärteten, teils von frischen Präparaten gewonnen sind, so können sie selbstverständlich nicht untereinander verglichen werden; wohl aber veranschaulichen die von den Präparaten angefertigten Photographien ganz gut die Grössenverhältnisse und Ausbildung der Organe.

Die Ovarien bestehen aus zwei hohlen Säcken, die ventral auf beiden Seiten des Fisches liegen und sich von der Spitze der Brustflossen bis zur Analöffnung hinziehen. Die Spitze sowie der ventral gelegene Teil beider Säcke ist von zahlreichen Zotten, den Trägern der Eifollikel, ausgefüllt. Die nicht mit diesen Zotten bedeckte dorsale Hälfte der Ovarien bildet die Eileiter, die sich am unteren Ende vereinigen und gemeinsam gegenüber der Analöffnung münden. Zwischen beiden Ovarien liegt der Magen, etwa bis zur Mitte der Organe hin. Ventral vom Eierstock zieht sich der Darm, etwas mehr das rechte Ovarium überlagernd, bis zum Anus hin, wo er durch eine dorsale Ausbuchtung eine Ampulle bildet, in der die gemeinsame Mündung der Ovidukte liegt. Der Darm ist durch lockeres Bindegewebe lose mit den Ovarien verbunden, befestigt sich aber an der ventralen

[1]) M. Nussbaum: Zur Mechanik der Eiablage bei Rana fusca. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 48. 1897. S. 545 ff. Bd. 46. 1895. S. 479 ff.

Leibeswand. Magen und Ovarien liegen direkt unter der Schwimmblase, die die ganze dorsale Leibeshöhle ausfüllt. Die dorsale Kante der Ovarien und des in der Mitte liegenden Magens ist an einer dünnen Membran befestigt, die über der Schwimmblase hinweg, von der sie sich leicht abheben lässt, zu den lateralen Leibeswänden hinzieht. Vom Magen aus biegt ausserdem noch ein fester Strang nach vorne um, durchbricht die erwähnte Membran und endigt im Gewebe der Schwimmblase.

In der Mitte der medialen Ovarialwand, dort, wo die Zottengrenze ist, zieht ein starker, glänzender Streifen, der die deutlich durchschimmernden Blutgefässe führt, längs des ganzen Organes hin. Weniger ausgeprägt und nicht so weit nach hinten reichend verläuft ein Blutbahnen führender Streifen auf der lateralen Seite des Organes. Von beiden Streifen gehen am hinteren Teile des Ovariums 1—2 quere Verbindungsstreifen mit Blutgefässen ventral ab, die zur Zeit der Eireife, wenn das Organ prall gefüllt ist, Einschnürungen bilden (s. Fig. 1). Eine ähnliche Verstärkung der Ovarialwand, jedoch ohne Blutbahnen, ist an der dorsalen Anheftungskante des Organes vorhanden. Diese Streifen biegen kurz vor der mit Zotten gefüllten vorderen Spitze des Organes dorsalwärts auf die Schwimmblase um, vereinigen sich etwas mehr nach links zu konvergierend und verlaufen vereinigt im Gewebe der Schwimmblase zum dorsal gelegenen Blutsinus hin.

Aus den Zotten werden die Eier frei ins Lumen des Organs ausgestossen, hier sammeln sie sich in dem Eileiter an, der die Eier nach rückwärts zur Analöffnung und aus dem Körper heraus leitet. In der photographischen Abbildung des Ovariums vom 6. Mai 1902 (Fig. 1) sind die Ovidukte sondiert sichtbar. Man sieht bei *a* die Schleimhaut des eröffneten Mastdarmes, in dem der gemeinsame Ausführungsgang der beiden Ovidukte mündet. Durch die Mündung sind zwei Sonden eingeführt, von denen die eine auf den Zotten des eröffneten Ovarialsackes liegt, und die andere, den Eileiter des geschlossenen Ovariums, der teilweise von dem eröffneten Oviduktus bedeckt wird, sondierend, bis *b* eingedrungen ist.

In dem in Fig. 4 dargestellten Querschnitt durch das kleine, zusammengefallene, in Celloidin eingebettete Organ vom 15. Juli 1901 ist der dorsale, von Zotten freie Eileiter *a* nach

innen eingezogen. Bei *b* sieht man die mediale und bei *c* die weniger entwickelte laterale, Blutbahnen führende, Verstärkung der Ovarialwand, die ungefähr die Grenze zwischen dem Zotten tragenden Eierstock und dem zottenfreien Eileiter bilden.

Die Wand des Sackes, die besonders stark am Ovidukt entwickelt ist, besteht aus glatten Muskelzellen. Ihre Dicke beträgt 0,1—0,25 mm. Eine bestimmte Anordnung der Muskelzellen lässt sich nicht feststellen; dieselben verlaufen longitutinal und ringförmig in regelloser Anordnung, doch herrscht an der Aussenseite des Schlauches und ebenso stellenweise an der Innenfläche desselben die Längsrichtung vor, während der mittlere Teil mehr eine ringförmige Anordnung zeigt. Von dem muskulären Schlauch aus ziehen Muskelbalken in das Innere des Eierstockes hinein, die ebenso wie der Mantel zahlreiche kleine und grosse, blutstrotzende Gefässe führen. Diese Trabekeln bilden den Kern zum Aufbau der bindegewebigen Zotten, die die Follikel mit ihren Eiern tragen. Doch befestigen sich diese Zotten auch vielfach direkt mit breiter Basis an dem muskulären Schlauch. Dieses über das makroskopische Aussehen der Ovarien.

Bevor ich nun an die Beschreibung der einzelnen Entwicklungsformen der Eier herantrete, will ich noch einen kurzen Ausblick auf die diesbezügliche Literatur werfen. Da dieselbe schon in verschiedenen Arbeiten erschöpfend behandelt ist, so kann ich mich ziemlich kurz fassen.

Obgleich nun mein Material keinen direkten Aufschluss über die Entstehung der Ureizelle geben kann, so will ich doch meinen literarischen Auszug damit beginnen.

Waldeyer hat in seinem berühmten Werke „Eierstock und Ei" die Behauptung aufgestellt, dass die Eier sowohl als auch die Follikelzellen direkt vom Keimepithel, d. h. dem Oberflächenepithel des Eierstockes abstammen, da er bei jungen Embryonen zwischen den Zellen des einschichtigen Peritonealepithels, namentlich im dorsalen Abschnitte desselben, grosse Zellen gefunden hat, die er als die erste Form des sich entwickelnden Eies ansieht. Ihm haben sich die meisten anderen Forscher angeschlossen, wie z. B. Semper (Plagiostomen), Mihálkowics (Amnioten), Nagel (Mensch), Semon (Wirbeltiere), Jungersen (Teleostier), Hoffmann in seiner erst erschienenen Arbeit über die Urogenitalorgane bei den Anamnia und andere. Die Herkunft

der Ureier einen grossen Schritt weiter zu verfolgen, ist Nussbaum in seiner Arbeit: „Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich" gelungen. Er findet hier einen solchen Übergang von Peritonealzellen in Geschlechtszellen undenkbar und hat klar ausgesprochen, dass von vornherein bei der Furchung der Eizelle sich zweierlei Zellen bilden, seine Geschlechtszellen und Zellen, aus denen der Körper des Embryos sich aufbaut. Er stützt diese Ansicht dadurch, dass er bei Rana fusca und den Teleostiern (Trutta fario) die grösseren Geschlechtszellen angefüllt findet mit Dotterplättchen, während die kleineren Peritonealzellen vollständig frei davon sind. Die Geschlechtszellen haben ferner gefunden Eigenmann bei Knochenfischen (Micrometrus aggregatus), Beard bei Selachiern (Raja batis), Hertwig bei Sagitta, Grobben bei Moina rectirostris, Balbiani und andere.

Eine wichtige Beobachtung über die Geschlechtszellen hat auch Boveri gemacht. Er erbrachte bei Ascaris megalocephala den positiven Nachweis, dass schon bei der ersten Furchung des Eies eine Scheidung in die Stammzellen I. Ordnung (Boveri), der Anlage für die späteren Geschlechtszellen und in die somatischen Urzellen I. Ordnung (Boveri), der Anlage für die übrigen Gewebszellen, eintritt.

Unentschieden lassen die Herkunft der Ureizellen Balfour (Elasmobranchier), Janošík (Hühnchen), Hoffmann, in seiner sechs Jahre nach der oben erwähnten erschienenen Arbeit über die Urogenitalorgane der Vögel, und andere.

Diese geben zu, dass der durch das Auffinden von Übergangsformen zu bringende Beweis, die genannten Zellen seien vergrösserte Peritonealzellen, bis jetzt noch nicht geliefert sei.

Die Möglichkeit, dass diese Urkeimzellen direkt zur Eizelle auswachsen, lässt nur Balfour als weniger häufigen Entwicklungsmodus zu. Als gewöhnlichste Entwicklung des Ureies nimmt er, wie sämtliche anderen Autoren, eine Teilung desselben in zahlreiche Tochterzellen an, von denen eine oder mehrere zum bleibenden Ei ausgebildet werden.

Strittig ist bei dieser Entwicklung vor allem das Verhalten des sogenannten Keimepithels. Die einen nehmen an, dass die zunächst liegenden Epithelzellen sich um die grossen Zellen gruppieren und diese zuerst teilweise, dann aber vollständig um-

wuchern. Mit fortschreitendem Wachstum soll dann die Eizelle in das Stroma hineinrücken und das Epithel schlauchförmig nach sich ziehen. Im oberen Teile des Stieles bleiben die Zellen noch in ihrer Lage erhalten, während sie sich im unteren Teile übereinander schieben und das Lumen desselben verschliessen: hier schnürt sich dann später der Follikel ab. — Diese sogenannten Pflüger'schen Schläuche sind von anderen nicht beobachtet worden, sondern nur eine Einwucherung des Stromas zwischen die Elemente des Keimepithels, das dadurch in voneinander abgegrenzte Gruppen, die Balfour als die Äquivalente der Pflüger'schen Schläuche bezeichnet, verteilt sind.

Diese Einwucherungsvorgänge, d. h. Bildung der Epithelschläuche, haben Ludwig und Semper bei den Selachiern, Kolessnikow bei den Teleostiern, Braun bei den Reptilien, Schäfer, Schottländer und Bühler bei den Säugetieren beschrieben: dagegen haben Balfour bei den Selachiern, Owsiannikow, Hoffmann und Calderwood bei den Teleostiern, Hoffmann bei den Amphibien, Holl und Hoffmann bei den Vögeln, Foulis, Holl und Leydig bei den Säugetieren keine Einstülpungen des Oberflächenepithels in das Stroma gesehen.

Wie schon erwähnt, behauptet Waldeyer in seiner Arbeit über Eierstock und Ei und bezeichnet es gerade als Hauptresultat seiner Untersuchungen, dass sowohl Eier als Follikelzellen direkt vom Keimepithel abstammen. Die Abstammung der Eier hiervon hat nun Waldeyer schon selbst in seiner Abhandlung: „Die Geschlechtszellen“ (Handbuch der vergl. und experiment. Entwicklungslehre von O. Hertwig) dahin berichtigt, dass er sie als eine Etappe auf dem Wege der Erkenntnis bezeichnet und als weiteren Fortschritt auf diesem Wege die Nussbaum'schen Geschlechtszellen annimmt. Dem zweiten Teile seiner Behauptung haben sich wohl sämtliche Forscher bis jetzt angeschlossen. Trotzdem bestand aber insofern noch eine grosse Meinungsverschiedenheit, als einige von denen, die die Abkunft des Eies vom Peritonealepithel annehmen, nur eine durch die Eizelle vermittelte, indirekte Abstammung der Follikelzellen vom Epithel zugeben.

Der Hauptvertreter dieser Richtung ist wohl Semper. Er nimmt an, dass in den schon erwähnten Einestern, die ja

nach ihm direkt vom Keimepithel abstammen, sich nur eine Zelle, und zwar die mittlere, zum Ei entwickelt, während die darum liegenden sich zum Follikelepithel umbilden sollen, im Gegensatz zum Hoden, bei dem die mittlere zu Grunde geht und die Randzellen sich weiter entwickeln. Ihm schlossen sich an vor allen Ludwig und in seiner Arbeit über die Amphibien Hoffmann. In der sechs Jahre später erschienenen Arbeit über die Eientwicklung bei den Vögeln lässt Hoffmann aber die Follikelzellen direkt vom Keimepithel abstammen. Ebenso haben aus ihren Präparaten geschlossen: Balfour, Jungersen, Mihalkowics, Janošík, Nagel und Bühler (Kaninchen). Die meisten von ihnen nehmen allerdings auch die Ausbildung nur eines Eies innerhalb eines Einestes an, lassen aber die übrigen Zellen sich nicht zum Follikelepithel umbilden, sondern zerfallen und dem bleibenden Ei zur Nahrung dienen.

Im Jahre 1891 hat sich selbst noch ein Vertreter einer dritten Richtung gefunden, nämlich Holl. Er verteidigt die Meinung, dass bei Vögeln und Säugetieren die Follikelepithelzellen vom Bindegewebe des Stromas abstammen.

Bei meinen Präparaten war es mir möglich, folgendes über die Oogenese zu ermitteln:

In Übereinstimmung mit der durch von la Valette St. George eingeführten Nomenklatur bei der Spermatogenese werde ich für das erste Entwicklungsstadium im ausgebildeten Ovarium neben Urei auch die Bezeichnung Oogonie, für die Zellnester den Namen Oogemme, für die einzelnen Eizellen eines Nestes die Benennung Oocyte gebrauchen.

Die Innenfläche der bindegewebigen, follikeltragenden Zotten wird von einem niedrigen, zylinderförmigen bis kubischen Epithel ausgekleidet. Innerhalb des Bindegewebes verlaufen überall, hauptsächlich direkt unterm Epithel und um die einzelnen Follikel herum, kapilläre Blutgefässe, die aus den grossen Blutgefässen der Muskeltrabekeln und des Mantels stammen. — Unter dem Epithel finden sich an den verschiedensten Stellen des Organs, hauptsächlich aber wohl im dorsalen Abschnitte desselben grosse Zellen mit hellem, feingekörnten Protoplasmaleib, die man als Ureier ansprechen muss.

Der Kern dieser Zellen ist gross, zentral gelegen und weist ähnliche Struktur auf, wie das Keimbläschen der bleibenden Ei-

zellen. — Am Rande des Kernes finden sich dunkelerscheinende Chromatinkörner, die sich jedoch fast bei allen Oogonien nicht oder nur wenig mit Farbstoff tingiert haben. Vereinzelt finden sich auch im Zentrum des Kernes solche Chromatinkörner, um die sich, wenigstens wenn sie eine gewisse Grösse haben, die achromatische Substanz des Kernes in Scheibenform oder in radiär zur Peripherie hinziehenden Fäden kondensiert hat, die sich von den flüssig gewesenen Kernbestandteilen dunkel abheben. Das Zellprotoplasma häuft sich meist um den Kern herum an.

Jede Oogonie nun, die mir in meinen Präparaten zu Gesicht kam, war, um es nochmals hervorzuheben, vom Oberflächenepithel des Ovariums bedeckt. Allerdings machte es in vielen Fällen zuerst den Eindruck, als ob das Urei zwischen dem Epithel läge, doch immer war es mir bei Anwendung von Immersionslinsen möglich, eine flachgedrückte Epithelzelle oberhalb der grossen Eizelle zu entdecken, die au niveau derselben lag, sodass aller Zweifel über die Lage des Ureis immer vollständig beseitigt wurde.

Vielfach ragten die grossen Zellen frei in das unter dem Epithel sich hinziehende Bindegewebe, während sie an anderen Stellen von einem Kranz von Kernen, die einen genau abgegrenzten Zellleib nicht erkennen liessen, ganz oder teilweise umgeben waren. Im Anfange war ich stets in grossem Zweifel, ob die umgebenden Zellen vom Epithel abstammten oder vom Bindegewebe, da meist keine scharfe Grenze zwischen Bindegewebe und Epithel vorhanden war, und es in solchen Fällen bei meinem Material ausserordentlich schwer, oder, ich kann fast sagen, unmöglich ist, mit einiger Sicherheit zwischen beiden Zellarten zu unterscheiden. Denn die Struktur beider Zellen ist so ähnlich und mannigfaltig, dass ein scharfer, nie im Stich lassender Unterschied nicht aufgestellt werden kann. Nur sind gewöhnlich die Epithelkerne grösser als die Bindegewebskerne und ihr Chromatin ist in feinerer Körnung angeordnet als in den anderen Kernen; doch sind so vielgestaltige Zwischenstufen und Übergänge vorhanden, dass sich daraus kein zuverlässiges Unterscheidungsmerkmal aufstellen lässt. Zwar standen die umwuchernden Zellen stets mit der Oberflächenschicht in Zusammenhang und war eine Grenze dagegen nicht zu bemerken, sodass man sofort an eine

Zusammengehörigkeit dieser Zellen dachte; doch wagte ich nie eine direkte Behauptung darauf aufzubauen, da auch der Übergang in das umliegende, sicher vom Stroma herstammende Gewebe nicht scharf genug hervortrat, um jede Unsicherheit schwinden zu lassen. Diese Zweifel wurden auch nicht dadurch beseitigt, dass bei den Zellnestern die scharfe umgebende Abgrenzungsmembran gegen das Stroma, mit ihren sicher nachweisbaren Kernen, stets vom Oberflächenepithel auszugehen schien. Zur Sicherheit kam ich erst durch das in Fig. 8 dargestellte Zellnest. Hier war es möglich, eine scharfe Grenze zwischen Epithelzellen und bindegewebigem Stroma resp. dessen Zellen aufzustellen und es geht aus diesem Befund mit Gewissheit hervor, dass die anfänglich gehegte Vermutung kein leeres Truggebilde war, und in der Tat die ursprünglich frei im Stroma ovarii unter dem Epithel gelegenen Ureier allmählich von demselben umwuchert werden.

Die Grösse der Ureier schwankte nur zwischen sehr geringen Grenzen; das in Fig. 5 abgebildete Ei mass 8,1 : 13,5 μ. Es ist von Epithelzellen umgeben, die sich in keiner Weise vom umgebenden Bindegewebe abgrenzen. Der Kern zeigt deutlich die radiäre Anordnung der achromatischen Substanz um einen etwas peripher gelegenes, wenig gefärbten Chromatinkorn.

Mein Befund, dass die Oogonien regelmässig unter dem Epithel lagen, scheint mir, trotzdem es sich um keine embryonale Keimdrüse handelt, doch gegen die Waldeyer'sche Annahme, die Ureizellen stammen vom Epithel ab, zu sprechen und für den Nussbaum'schen Fund der Geschlechtszellen, die später vom Peritonealepithel umwachsen werden. Denn wie sollten diese Zellen frei ins Stroma unter das Epithel gelangen? Man müsste dann gerade annehmen, dass das Peritonealepithel die aus ihm entstandenen Ureier umwuchert habe, von dem umgebenden Epithel aber nur die bedeckende Schicht für die Dauer erhalten bliebe, während die übrigen Zellen zu Grunde gingen.

Die Ureier teilen sich nun durch Mitose in zwei, vier etc. Tochterzellen. Schon bei diesen ersten Teilungen ist durch die Einklemmung eines oder mehrerer Kerne, die, wie oben nachgewiesen, epithelialer Natur sind, zwischen je zwei Teilzellen angedeutet, dass die Epithelzellen das Bestreben haben, zwischen die Zellen durchzuwandern.

Die in Fig. 6 dargestellten zwei Tochterzellen eines Ureies sind 16,2 : 13,5 μ resp. 13,5 : 13,5 μ gross. Die Kerne zeigen an der Peripherie nicht gefärbte Chromatinkörner. Das Protoplasma ist um die Kerne herum, besonders in der rechten Zelle angehäuft. Zwischen beide Zellen ist oben und unten je eine resp. zwei Follikelzellen eingeklemmt. Die Grenze gegen das umliegende Bindegewebe lässt sich auch hier mit Sicherheit nicht feststellen. Die in Fig. 7 dargestellten scharf begrenzten vier Tochterzellen bilden ein 25,5:27 μ grosses Gebilde mit deutlicher, auch unter dem Oberflächenepithel nachweisbarer Membran. Das Protoplasma ist ungefärbt. Die Kerne haben eine stark gefärbte, hellglänzende Chromatinanhäufung an der Peripherie; ausserdem enthalten sie noch ein Maschenwerk, in dem dunkle, ungefärbte Körner suspendiert sind. Unter dem Einest finden sich, der Membran dicht angelagert, noch zwei Kerne, deren Natur zweifelhaft ist.

Diese sämtlichen Bilder fanden sich in dem zusammengefallenen Eierstock vom 15. Juli 1901. Auch in dem Eierstock vom 6. Mai 1902 habe ich grosse, meist runde oder ovale Zellen gefunden, die allerdings nicht an der Oberfläche einer Zotte unterm Epithel, sondern mitten im Stroma zwischen zwei Eiern lagern Dieselben hatten homogenes Protoplasma und grossen, zentralen Kern. Im Zentrum und längs der Peripherie des Kernes war eine stark dunkelblau durch Hämatoxylin gefärbte Körnung vorhanden. Die Randzone, die etwas heller ist als das Zentrum, erscheint durch dunklere, radiär zur Peripherie hinziehende Streifen gefenstert. Rings um diese Zellen lagen kleinere, stark gefärbte Kerne, um die ein Protoplasmaleib nicht unterschieden werden konnte. Bei anderen dieser grossen Zellen ist die hellere Randzone und die zentrale Körnung nicht vorhanden, statt dessen zeigen sie ein grossmaschiges Netz, in dem einzelne Körner suspendiert sind. Es kommen also wohl zweifellos grosse Zellen, mitten im Stroma gelegen, vor, die für Ureier zu halten man geneigt sein könnte.

Leider war es mir unmöglich, in diesen Präparaten Zellen zu finden, die man mit Bestimmtheit hätte für Ureier erklären können, da die harte Schale der zahlreichen fast laichreifen Eier regelmässig beim Schneiden zersprang und das umgebende Gewebe, zumal an der Oberfläche der Zotten, sehr stark zerstörte.

Um trotzdem zum Ziele zu gelangen, versuchte ich auch die harten Eier aus den gehärteten Gewebsstückchen durch Präparation zu entfernen, aber es gelang mir niemals, da das Material durch die Flemming'sche Elüssigkeit zu spröde geworden war.

Über die Tochterzellen der Ureier ist weiter nichts zu sagen; sie verhalten sich wie die Oogonien selbst. Ihre Grenzen sind stets, ebenso wie in den späteren Zellnestern, deutlich erhalten, und nicht, wie Semper und Balfour angeben, verschwunden. Es kann sich demnach auch nicht um eine Teilung innerhalb der Membran der Mutterzellen handeln, wie Semon annimmt. Das, was dieser Autor für die gemeinsame von der Mutterzelle abstammende Membran sämtlicher Tochterzellen gehalten hat, ist sehr wahrscheinlich die scharfe epitheliale Begrenzungsmembran, in der auch Kerne meist nachgewiesen werden können, gewesen. Das Verschwinden, oder vielleicht richtiger gesagt, das verschwommene, unbestimmte Aussehen der Zellmembran innerhalb eines Einestes, ist wohl auf eine nicht besonders gelungene Konservierung zurückzuführen.

Dass diese scharfe Membran — diese Bezeichnung werde ich der Einfachheit halber beibehalten — die die Zellnester umgibt, epithelialer Natur ist, ist für mich erwiesen. Bei fast allen Oogemmen lagern sich die Epithelzellen an der Oberfläche um das Einest; bei vielen von ihnen gehen sie mehr oder weniger weit um dasselbe herum, ebenso wie bei den Ureiern und stets laufen sie schliesslich in diese Membran aus. Vollständig beweisend ist aber natürlich nur das schon herangezogene, äusserst günstig durchschnittene, in Figur 8 dargestellte Zellnest. Dasselbe ist nur halb gezeichnet, da leider dieses Nest gerade am abgeschnittenen Ende des Präparates lag, sodass die nichtabgebildete Seite ziemlich stark zerrissen war; doch hätte man aus den darauffolgenden Serienschnitten mit ziemlicher Sicherheit das Bild vervollständigen können. Die umgebenden Epithelzellen flachen sich später ab und bilden so eine Membran. Die Kerne der Zellen bleiben erhalten.

Ferner gibt Balfour an, dass die Kerne vor dem regelmässig auftretenden Verschwinden der Zellgrenzen sich in der Art modifizieren, dass sie sich in ein sternförmiges Gebilde umformen; er schwächt diese Behauptung allerdings sofort wieder

ab, indem er sagt, er habe diese Umbildung auch in Nestern mit wohlerhaltenen Zellgrenzen bei seinem bestkonservierten Präparate gesehen. Ich glaube, diese Gebilde auch gesehen zu haben, halte sie aber für einen Vorgang, der vor oder nach der Kernteilung eintritt. Denn meist sah ich sie gerade in Nestern, bei denen eine lebhafte Karyokinese eingesetzt zu haben schien, während in den Oogemmen, in denen die Kerne im Ruhezustand waren, das Chromatin, denn um dieses handelte es sich zweifellos, sich entweder in der Mitte oder an der Peripherie der Kerne zusammengezogen hatte.

Das Verhalten des Chromatins bei der Zellteilung der Oocyten scheint mir einer ganz besonderen Untersuchung wert zu sein. Ich habe ein paar Mal schön ausgebildete Monaster und Diaster mit Centrosphäre gesehen, meist jedoch liessen sich die Bilder nur sehr schwer in das bekannte Schema einfügen. Sehr auffallend dabei war es, dass die Kerngrenzen fast nie sichtbar waren; nur in ganz wenigen Fällen waren sie einigermassen scharf erhalten.

In zahlreichen Oogemmen sieht man nun auch ausser den Eizellen noch kleine, halbmondförmig gestaltete Kerne, deren Zellleib man meist nicht erkennen kann, aber doch sicherlich vorhanden ist, wie aus anderen Stellen, wo man seine Grenzen genau feststellen kann, hervorgeht. Die Kerne sitzen vielfach einzeln oder zu mehreren einer Eizelle wie eine Kappe auf; oft liegen sie über oder auch zwischen zwei Eiern, doch immer lassen sie sich durch eine einseitige Abflachung einer bestimmten Oocyte zuweisen

In vielen Fällen sind ferner ausser diesen halbmondförmigen noch polygonal geformte Zellen vorhanden, die keine Beziehungen zu einer bestimmten Eizelle durch ihre Form haben. Lagen diese Zellen in der Randzone des Einestes, so liess sich vielfach durch sorgfältige Benutzung der Mikrometerschraube ein scharfer, linienartiger Verbindungsstreifen mit der Nestmembran feststellen. Die ersteren, halbmondförmigen Zellen haben genau den Bau der Eizellen, während die letzteren vielfach mehr oder weniger den Bindegewebskernen und den Epithelkernen sich nähern. Jedoch sind diese Unterschiede nicht überall festzustellen.

Anfangs hielt ich diese beiden Zellarten, denn von ihrer verschiedenen Herkunft bin ich jetzt überzeugt, für Follikelepithel,

das ich herzuleiten suchte vom Oberflächenepithel, das ja, wie schon erwähnt, die Zellnester umwuchert und zwischen sie einzudringen versucht. Doch als ich an mehreren Stellen meiner Präparate Zellzüge sah, die zweifellos vom Oberflächenepithel ausgingen und deutliche, epitheliale Zellen enthielten und trotzdem stellenweise eine Zwischensubstanz von mehr oder weniger bindegewebigem Bau zeigten, da musste ich diese Annahme fallen lassen und versuchte, an einem einfacher gebauten Ovarium von Salamandra maculata zur Klarheit zu kommen. Hier konnte ich nun feststellen, dass junge Eier mit vollständig ausgebildetem Granulosakranz rings vom Oberflächenepithel umwuchert waren, sodass die Annahme einer Umbildung vom Keimepithel in die Granulosazellen gänzlich ausgeschlossen war. Ferner sah ich bei kleineren Eiern, die noch kein Follikelepithel besassen, Bilder, die zugunsten einer Absprengung von kleinen Stücken des Eikernes sprachen, die sich wahrscheinlich zur Granulosa umwandeln. Ausführlicher werde ich über diese Untersuchung später berichten.

Ich kam nun auf eine Annahme zurück, die von la Valette St. George schon in seiner Arbeit „Über die Genese der Samenkörper" (dieses Archiv Bd 12, 1876) ausgesprochen hatte und die Nussbaum bei Fröschen (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 18) durch Beobachtung zu stützen versuchte, nämlich dass die Granulosazellen sich vom Ei ableiten. Die Theka wird nach Nussbaum vom Oberflächenepithel gebildet.

Mit dieser Annahme kann man nun ohne jeglichen Zwang auch die obenerwähnten, vom Oberflächenepithel ausgehenden Zellstränge mit ihren bindegewebigen Veränderungen erklären. Wegen dieser Annahme musste ich nun auch die halbmondförmigen Zellen, die einer Eizelle anzugehören scheinen, und die polygonalen Zellen genetisch scheiden und die einen als Granulosazellen, die anderen aber, zumal die in der Randzone mit der Nestmembran in Verbindung stehenden Zellen, als zukünftige Thekazellen auffassen. Dass solche polygonale Zellen auch stellenweise im Zentrum der Oogemme sich finden, bietet für diese Erklärung kein Hindernis, wenn man bedenkt, dass es sich immer nur um Zellnester handelt, die schon stark am Rande zerklüftet erscheinen und in ihrer Randzone viele mit der Membran in Zusammenhang stehende Zellen enthalten. Denn dieselbe Zerklüftung und Einwanderung von Zellen muss auch

oben und unten stattgefunden haben, sodass auf einem Durchschnitt solche Zellen ohne nachweisbarem Zusammenhang mit der Peripherie im Zentrum zu liegen scheinen. Dies wird auch dadurch bewiesen, dass ich beim Durchmustern von Einestern durch Serienschnitte hindurch in den mittleren Schnitten nie zentral gelegene polygonale Zellen nachweisen konnte.

Ob nun die Granulosazellen durch Absprengung eines Stückes des Eizellenkernes entstehen oder durch Umwandlung von Eizellen selbst, die auch Semper annahm, habe ich leider nicht entscheiden können; doch scheint mir das letztere wahrscheinlicher zu sein. da ich für eine Absprengung vom Kern keine Anhaltspunkte fand, wohl aber neben grossen Eizellen vielfach auch kleine Eizellen in einer Oogemme.

Deshalb muss ich auch in Übereinstimmung mit anderen Autoren annehmen, dass von den Zellen eines Nestes sich immer nur eine oder höchstens einige zum Ei entwickeln und zwar gerade die, welche am weitesten vom Oberflächenepithel entfernt sind, während die übrigen zurückbleiben. Was aus diesen restierenden Zellen des Nestes wird, darüber habe ich mir, wie schon gesagt, kein abschliessendes Urteil bilden können.

Dass dieselben zerfallen und dem bleibenden Ei zur Nahrung dienen, wie Balfour, Mihalkowics und andere annehmen, scheint mir ausgeschlossen zu sein, da ich niemals Zeichen vom Zerfall bei den Oocyten gesehen habe.

Gegen die Annahme der Umbildung der Eizellen in Granulosazellen spricht höchstens der Umstand, dass fast ausnahmslos bei meinen Präparaten direkt unter einem bleibenden Ei, das allerdings immer schon einige Granulosazellen hatte, oft kaum durch Bindegewebe getrennt. immer eine Oogemme mit zurückgebliebenen Eizellen lag.

Doch halte ich diesen Umstand nicht für so schwerwiegend, dass er meine Annahme erschüttern könnte, da sicherlich nur einige Zellen sich umbilden, die erst später durch Vermehrung den Granulosakranz schliessen; denn immer konnte ich bei jungen Eiern nur wenige Follikelepithelzellen nachweisen. Ich glaube vielmehr, dass in der bei einem jungen Ei liegendem Oogemme mit den zurückgebliebenen Oocyten sich in der späteren Laichperiode erst ein junges Ei entwickelt, da in späteren Monaten sich keine zerfallenden Einester finden, wohl aber noch sehr

junge Eier, die sich also auch erst später entwickelt haben können.

Das in Fig. 9 abgebildete, von reichlichen Bindegewebskernen umgebene Zellnest, 40,5 : 32,4 μ gross, enthält ungefähr gleich grosse, scharf begrenzte Eizellen im Ruhezustand und mehrere halbmondförmige Follikelzellen und polygonale Epithelzellen an der Peripherie und im Zentrum, deren Zellleiber sich nicht nachweisen liessen. Die scharf abgegrenzte Kapselmembran geht zweifellos vom Oberflächenepithel aus und enthält an einzelnen Stellen deutlich nachweisbare Kerne. Bei zwei Epithelzellen sieht man den Zusammenhang mit der Membran. Vom Oberflächenepithel scheinen sich gerade Zellen zwischen zwei Eizellen einklemmen zu wollen.

Nun noch einiges über die Einwucherung von Stroma in das Einest. Sie erfolgt zeitlich später als die Follikelzellenbildung und nach meiner Ansicht hauptsächlich in einer auf das Oberflächenepithel senkrechten Richtung, sodass die Nester in zahlreiche, mehr oder weniger zellreiche unter dem Epithel nebeneinander liegende Fächer zerfallen. Das mittlere dieser Fächer enthält dann meist auch das oder die am meisten ausgebildeten Oocyten. In diesem Fache geht dann auch die weitere Querdurchwachsung mit Bindegewebe zunächst vor sich, sodass die Oocyten einzeln allmählich immer mehr in die Tiefe gedrängt werden und schliesslich den Zusammenhang mit der Oberfläche verlieren. Eine Einwucherung des Bindegewebes in anderer Richtung scheint mir weit seltener zu sein, denn Bilder, die mir eine derartige Deutung zuliessen, sah ich nur höchst selten bei meinen Präparaten.

Die mit einiger Sicherheit als Stromakerne zu diagnostizierenden Kernformen, die man zuweilen im Zentrum der Einester findet, sind auf dieselbe Weise zu erklären, wie die zentral gelegenen polygonalen Epithelzellen.

Dass die Oogemmen nicht als Ganzes in die Tiefe rücken, sondern ihre einzelnen Oocyten, ist sicherlich der Fall; denn nie habe ich ganze Zellnester oder grössere Abteilungen davon gefunden in der Tiefe des Ovarialgewebes. Sah ich ausnahmsweise einmal eine Oogemme vom Oberflächenepithel entfernt, so war nie Bindegewebe zwischen ihr und dem bedeckenden Epithel nachweisbar, sodass man eine Abreissung des Nestes von der Oberfläche annehmen muss.

Einwucherungen des Epithels ins Stroma, die sogenannten Pflüger'schen Schläuche, habe ich in meinen Präparaten nicht gesehen, wohl aber ähnliche Gebilde, die wohl vielfach damit verwechselt worden sind. Es kamen nämlich oft Faltungen der Oberfläche vor, die tief ins Bindegewebe hineinragten. Unter dem Epithel dieser Faltenbildungen waren immer besonders zahlreiche Zellnester und Ureier zu finden und meist endigten dieselben direkt über einem grossen Nest, das in meinen Präparaten sehr oft schon stark mit Bindegewebe durchwuchert war und sich längs der ganzen Kuppel der Falte hinzog. Mehrmals habe ich diese Faltenbildung durch mehrere Serienschnitte hindurch verfolgt und dann immer gefunden, dass sie nur in 3—4 Schnitten nachweisbar war. In dem darauffolgenden Schnitte fand sich statt dessen ein stark dunkel gefärbter Streifen, in dem meist nur schwer einzelne Epithelzellen zu unterscheiden waren, die man aber wohl hätte mit Pflüger'schen Schläuchen verwechseln können. In den darauffolgenden Schnitten fand sich dann an Stelle der Falten Bindegewebe mit Follikeln. Je tiefer diese Faltenbildung, die, wie schon gesagt, an einem Zellnest mündet, sich ins Gewebe hineinzog, desto breiter war der Eingang. Es handelt sich also zweifellos um eine trichterförmige Einsenkung des Epithels, die aber wohl schwerlich etwas mit der Eibildung zu tun hat, sondern nur eine Folge des zerklüfteten Baues der Ovarialzotten ist.

Bei fast sämtlichen von Bindegewebe umwucherten jungen Eizellen lassen sich die Follikelzellen nachweisen, oft allerdings nur sehr schwer, da es vielfach kaum möglich war, dieselben von den umgebenden Bindegewebskernen zu unterscheiden. Nie habe ich aber junge Eier gefunden, die schon einen vollständigen Kranz von Follikelzellen besassen. Meist waren an der Peripherie an verschiedenen Stellen eine oder mehrere Zellen sichtbar; die sich erst bei weiterer Ausbildung des Eies zu einem vollständig geschlossenen Kranz vermehren. Dass mehr Follikelzellen vorhanden waren als ich nachweisen konnte, scheint mir nicht wahrscheinlich zu sein, obwohl sie sich wegen ihrer geringen Färbekraft nur wenig oder fast garnicht vom Eiprotoplasma abheben.

Die Eier selbst weisen bis zu einer Grösse von 100 μ nur sehr geringe Unterschiede im Bau auf. Das grosse Keimbläschen liegt stets zentral und hat an seiner Peripherie mehrere und

meist auch im Zentrum ein nur wenig oder garnicht mit Farbstoff tingiertes Chromatinkorn, um welches sich vielfach die feine Körnung, die in einem, den ganzen Kern ausfüllenden Liningerüst suspendiert ist, in mehr oder weniger grossem Umfang kondensiert, gerade so wie bei den jüngeren Entwicklungsstadien. Das Eiprotoplasma erscheint etwas dunkler und ist meist ungefärbt und nur in einigen Eiern mehr oder weniger stark mit Farbstoff tingiert. Es ist fein granuliert und hat sich oft um den Kern, manchmal auch nur auf einer Seite desselben stark verdichtet; regelmässig zeigt es an der Peripherie Schrumpfungen.

In vielen Eiern fanden sich an einer oder mehreren Stellen des Protoplasmaleibs, gewöhnlich in der Mitte zwischen Kern und Peripherie, dunkle, meist oval geformte, von einem etwas helleren Hof umgebene Flecke, die den Eindruck von Kernen machten, aber wohl als Verdichtung des Protoplasmas aufzufassen sind.

Ob ihnen irgend welche Bedeutung beizumessen ist, muss ich dahingestellt sein lassen. Noch ein anderes merkwürdiges Gebilde, das vielleicht mit dem Balbiani'schen Dotterkern in Beziehung steht, fand ich in wenigen Eiern. Es sind dies lange, schmale, meist mit Farbstoff tingierte, stark lichtbrechende Sicheln, die dicht am Kern liegen und sich schräg zu ihm hinziehen. Ich fand diese Bilder nur in dem zusammengefallenen Ovarium vom 15. Juli 1901.

In Fig. 10 ist ein 54 : 59,7 μ grosses Ei abgebildet mit zentral gelegenem, grossem Kern, dessen Chromatinkörner nicht gefärbt sind. Das etwas geschrumpfte Protoplasma ist hier dunkel gefärbt und stark gekörnt. Follikel und Bindegewebskerne lassen sich leicht in der Zeichnung unterscheiden.

Die jungen Eier lagen meist verhältnismässig dicht unter der Oberfläche und nur ein mehr oder weniger schmaler Bindegewebsstreifen trennte sie von ihr oder von einem Zellnest. In ihrer und der Zellnester-Umgegend lagen stets zahlreiche, teils blutgefüllte, teils leere zusammengefallene Kapillaren. In diesen letzteren Fällen war es oft ausserordentlich schwer, zwischen Endothelkernen der Blutgefässe und den Bindegewebskernen zu unterscheiden. Zwischen den verschiedenen Entwicklungsstadien und dem Oberflächenepithel waren nie Blutgefässe sichtbar, während sich sonst direkt unter dem Epithel allenthalben die Kapillargefässe hinziehen.

In einigen, ganz vereinzelten Fällen fand ich Eier vollständig von Follikel- und Thekazellen umgeben, die nicht grösser waren, als etwa eine Oocyte innerhalb eines Zellnestes. Wie diese kleinen Eier entstanden sind, ist mir zweifelhaft geblieben. Die Möglichkeit, dass es sich um ein direktes Auswachsen eines Eies zum bleibenden Ei oder um ein stark geschrumpftes Ei handelt, ist nicht ausgeschlossen. Wahrscheinlicher aber ist es immerhin, dass es sich um eine sehr früh von seinem Nest getrennte Oocyte handelt, zumal ein Zellnest stets in nächster Nähe lag.

Das in Fig. 11 abgebildete kleine Ei hat eine Grösse von 13,5 : 14,9 μ. Das ganze Gebilde ist 18,9 : 27 μ gross. Der Eikern ist gross mit dunkler Körnung am Rande und einem Chromatinkorn im Zentrum, von dem dunkle Streifen zur Peripherie hinziehen. Das Ei ist unregelmässig kontouriert. Die Granulosazellen sind gross mit feinen, glänzenden, gefärbten Chromatinkörnchen. Die Granulosa ist umgeben von einer Membran mit deutlichen Kernen, genau so wie die Zellnester. Der Ursprung dieser Membran vom Oberflächenepithel lässt sich mit Sicherheit nicht nachweisen wegen des reichlichen dazwischenliegenden Gewebes mit bindegewebigem Charakter.

Mit weiterem Wachstum des Eies tritt in dem Eiprotoplasma der Eidotter auf; zu welcher Zeit, habe ich nicht feststellen können. Niemals habe ich Eier gefunden, bei denen der Dotter in Entstehung begriffen war, sondern stets enthielten die Eier entweder keinen Dotter oder dieselben waren vollständig damit ausgefüllt.

Mit zunehmender Grösse des Eies und dem Auftreten des Dotters entwickelt sich die Zona radiata, wie der fast laichreife Eierstock vom 6. Mai 1902 zeigt. Bei den kleineren Eiern dieses Ovariums ist diese Schicht noch verhältnismässig dünn und ebenfalls die Follikelzellen, die ich stets nur in einschichtiger Lage gefunden habe. Dieselben sind ganz flach und niedrig und enthalten grosse, ovale Kerne mit Chromatinsubstanz.

Die Zellgrenzen sind nicht sichtbar. Die Zona selbst zeigt zwei Schichten, eine äussere dunkle und eine innere helle. Bei der ersteren ist leicht eine feine radiäre Strichelung festzustellen, während die letztere homogen erscheint; doch sieht man auch hier bei scharfem Zusehen stellenweise ebenfalls die radiäre Struktur angedeutet.

Weit verwickelter ist die Zona radiata bei grösseren Eiern gebaut. Hier ist das Granulosaepithel viel höher geworden, die Zellgrenzen sind deutlich sichtbar, die zentralgelegenen Kerne gross und rund, zuweilen an der Seite etwas abgeflacht. Es ist an den meisten Stellen abgehoben.

Die Zona radiata zeigt hier drei Schichten. Die innere und deshalb auch älteste Schicht hat eine Struktur, die an quergestreifte Muskulatur erinnert. Sie zeigt eine deutliche radiäre und eine konzentrische Streifung; die erstere tritt besonders schön bei heller Beleuchtung hervor, die letztere wenn das Licht etwas abgeblendet wird. Die äussere Grenze dieser Schicht, zeigt, immer der Grenze zweier Follikelzellen entsprechend, Einziehungen, von denen aus dunkle trichterförmige d. h. oben breite und nach unten spitz zulaufende Streifen, die oben beschriebene Schicht mehr oder weniger weit durchsetzen. An einigen wenigen Stellen sieht man statt der dunklen, helle Streifen. Diese dunklen resp. hell erscheinenden Trichter sind also wohl als grössere Porenkanäle aufzufassen, die die Ernährung des Eies durch die feste Radiärmembran hindurch vermitteln, während die radiäre und lamellöse Zeichnung der zwischen den Kanälen liegenden Membran als durch die Entstehung derselben bedingte Struktur aufzufassen ist. Die nächstfolgende, also jüngere Schicht ist an allen Stellen mehr oder weniger weit von der inneren abgehoben, sodass man einen nur sehr lockeren Zusammenhang beider annehmen muss. Sie erscheint überall gleichmässig dunkel und lässt keine Struktur erkennen. Von ihr geht dann die dritte Schicht aus, die aus kleinen, dunklen Stäbchen aufgebaut ist. Auf diese folgen dann die Granulosazellen und das Bindegewebe, das in meinen Präparaten keine Differenzierung in innere und äussere Theka erkennen lässt. Dass die Struktur der Radiärmembran durch Fortsätze der Follikelepithelzellen, die zwischen sich die die Membran aufbauende Substanz sezernieren, bedingt ist, habe ich an meinen Präparaten nachweisen können, denn stellenweise konnte ich an dem abgehobenen Follikelepithel solche Fortsätze feststellen, die aus den Porenöffnungen herausgerissen waren.

Die Breitenverhältnisse zweier verschieden alten Radiärmembranen gehen aus Fig. 12—13 hervor.

Die ältere Zona radiata stammt von einem 1, 1 : 1, 13 mm grossen Ei, das grosse, durch blau gefärbtes, fein granuliertes

Protoplasma gebildete Hohlräume, in denen der durch den Alkohol extrahierte Dotter gelegen war, aufweist. Der Eikern, 0, 33 : 0, 193 mm gross, lag exzentrisch und hatte die Form eines Ovals, das auf der der Peripherie zugekehrten Seite etwas eingedrückt erschien. Er zeigte eine so feine Körnung, dass er bei schwacher Vergrösserung fast homogen aussah und hatte am Rande stark gefärbte Chromatinkörner liegen. Die innerste Schicht der Zono misst 18,9 μ die mittlere 1,4 μ und die Stäbchen 2,03 μ. Die Follikelzellen haben eine Höhe von 4,05 μ. —

Das jüngere Stadium stammt von einem 0,36 : 0,39 mm grossen Ei, das gebaut ist wie das ältere. Der Kern ist 0,14 : 0,17 mm gross und etwas stärker tingiert als der eben beschriebene Kern. Die innere Schicht der Zona ist 4,05 μ dick, die äussere 2,03 μ. Das Follikelepithel hat eine Höhe von nur 2,03 μ.

Die Erscheinung der Follikelrückbildung ist in der letzten Zeit Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen und von verschiedenen Autoren mehr oder weniger ausführlich beschrieben worden. Schon durch die Untersuchungen von Graaf und Swammerdam waren die beiden Hauptformen der Regression, nämlich die Bildung des Corpus luteum und die Follikelatresie bekannt geworden. Es ist nachgewiesen, dass auch die letztere, d. h. die Rückbildung des nicht geplatzten Follikels als ein physiologischer Vorgang anzusprechen ist, der nur in sofern pathologisch wird als bei ungünstigen, äusseren Verhältnissen eine überaus grosse Anzahl von Follikeln sammt Inhalt degenerieren kann. Dass dieser Vorgang als eine einfache Resorption des nicht ausgestossenen Eies zu betrachten ist, wird wohl von sämtlichen Autoren, die über diesen Gegenstand gearbeitet haben, angenommen. Viel gestritten wird aber über die Frage, woher die sogenannten Luteinzellen, die bei der Bildung des Corpus luteum, hauptsächlich beim geplatzten Follikel, weniger beim ungeplatzten, sehr zahlreich auftreten, stammen. Die eine Gruppe, für die in neurer Zeit Sobotta als Wortführer aufgetreten ist, behaupten, dieselben stammten vom Follikelepithel ab, während die Anderen von denen in erster Reihe Nagel zu nennen ist, diese Herkunft für unbewiesen erachten und eher geneigt sind die Bildung dieser Zellen von der Theca interna ausgehen zu lassen. Da die Litteratur über diesen Gegenstand von allen Seiten überreichlich besprochen ist, werde ich meinerseits auf eine Wiedergabe der-

selben verzichten, zumal bei meinem Material fast nur die weniger strittige Frage der Follikelatresie in Betracht kommt. —

Da ich bei meiner Untersuchung noch keineswegs zu einem abschliessenden Resultat gekommen bin, muss ich mich mit kurzen Hinweisen begnügen. Die Atresie kann sowohl die bleibenden Eier befallen in verschiedenem Alter, als auch die Zellnester, einzelne Oocyten und selbst schon die Ureier. Sie besteht, wenigstens bei den jungen Entwicklungsstadien fast ausnahmslos in einer fettigen Degeneration. Sie beginnt mit einem klumpigen Zusammenballen des Chromatins an der Peripherie des Kernes, wohl einem chromatolytischen Prozesse: dann treten allmählich einzelne Fetttropfen in dem Protoplasmaleibe auf, die Kerngrenzen werden verschwommen, um schliesslich ganz zu verschwinden und endlich bildet das ganze Eistadium eine Fettanhäufung, in der Einzelheiten nicht mehr zu erkennen sind. Bei den bleibenden Eiern findet sich anfänglich ebenfalls eine Auflösung und ein Zerfall des Kernes. Darnach beginnt eine Wanderung der Follikelepithelzellen in das Ei hinein und gleichzeitig wuchern von dem umgebenden Thecagewebe Bindegewebszüge in das Protoplasma hinein. Die Einwucherungen führen von den umgebenden Blutgefässen zahlreiche Gefässe mit sich. Die Follikelzellen beladen sich mit Dotter, gehen aber dann durch die Verarbeitung desselben zugrunde. Allmählich werden dann durch die Blutgefässe die Zerfallsprodukte fortgeschwemmt, sodass schliesslich nur ein Bindegewebskörper, der die Form des zurückgebildeten Eistadiums noch deutlich erkennen lässt, zurückbleibt.

In wie weit sich die farblosen Blutkörperchen an der Resorption der Eier beteiligen, kann ich nicht angeben. Tatsache ist, dass innerhalb der degenerierten Eier und in ihrer Umgebung sich zahlreiche Körnchenzellen auffinden lassen.

An den restierenden Bindegewebskörpern schreitet dann die regressive Metamorphose weiter fort. Ihre Grenzen verschwinden, die Blutgefässe nehmen ab, die Kerne, resp. Zellen, werden weniger zahlreich, und das ganze Gebilde nähert sich immer mehr im Aussehen dem Ovarialstroma, von dem es sich noch durch einen grösseren Kernreichtum und Pigmentzellen unterscheidet.

Zusammenfassung.

Der Eierstock des am 6. Mai 1902 im Rhein gefangenen Maifisches enthält eine grosse Zahl kleiner und grosser, fast laichreifer Eier von 0,1—1,0 mm Durchmesser noch ohne Richtungs-

körperchenbildung. Doch hat sich bei den grössten Eiern der Kern schon stark der Eiperipherie genähert, steht also dicht vor der Ausstossung eines Richtungskörperchen. Ureier sind vorhanden, doch fehlen sämtliche dazwischen liegenden Entwicklungsstadien.

Von den im Juli im Schonrevier gefangenen beiden Fischen hatte der eine bereits vollständig abgelaicht; er enthält im Ovarium sämtliche Entwicklungsstadien vom Urei ab bis zum jungen Ei von 0,04 mm. Durchmesser, meist in vollständig normalem Zustand. Daneben aber finden sich unter sämtlichen Stadien aber auch solche, die alle Zeichen beginnender Resorption zeigen. Sämtliche jungen Eier erreichen aber bei weitem nicht die Grösse der kleinsten Eier des Ovariums vom 6. Mai 1902.

Das zweite aus diesem Monat stammende Organ hat erst die Hauptmasse der reifen Eier entleert, im Eierstock selbst liegen in den Follikeln noch eine grosse Anzahl Eier von 0,1 bis höchstens 1,0 mm Durchmesser, die zum grössten Teil noch in derselben Laichperiode voraussichtlich zur Reife gelangt wären. Ein kleiner Teil dieser Eier ist aber schon der beginnenden Resorption anheimgefallen. Übergangsstadien vom Urei zum jüngsten, bleibenden Ei von 0,01 mm Durchmesser finden sich hier nicht. Von den zahlreichen 0,01—0,1 mm im Durchmesser messenden Eiern, die wohl sicher nicht mehr in derselben Laichperiode zur Reife gelangt wären, trug ein Teil schon mehr oder weniger ausgeprägt die Anzeichen des beginnenden Zerfalls.

Das aus dem Oktober stammende Organ war vollständig abgelaicht. Es enthielt alle Entwicklungsstadien, teils im normalen Zustande, teils mit Resorptionszeichen behaftet, vom Urei ab bis zum jungen Ei von 0,01 mm Durchmesser.

Daraus folgt: Die Weiterentwicklung der Ureier zum Einest beginnt erst nach vollständig erfolgter Ausstossung der reifen Eier; denn solange noch Eier vorhanden sind von 0,1—1,0 mm Durchmesser, fehlen die Übergangsstadien zum jüngsten Ei mit Ausschluss der Ureier.

Die aus dem Schonrevier stammenden Fische laichen sämtliche reifen Eier, wenn auch in verschiedenen Etappen ab. Nur der kleinere Teil der für die Laichzeit vorgebildeten Eier fällt der Resorption anheim. Immerhin ist dieser kleine Teil unverhältnismässig gross, also als eine pathologische, auf ungünstigen Lebensbedingungen beruhende Erscheinung aufzufassen.

Literaturverzeichnis.

1. Auerbach: Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen, nebst Bemerkungen znm Bau der Eier und Ovarien niederer Wirbeltiere. Sitzungsber der Akad. d. Wiss., Berlin 1891.
2. von Baer, C. E.: De ovi mammalium et hominis genesi epistola. Lipsiae 1827.
3. Derselbe: Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Königsberg 1828. 1837.
4. Balbiani: Leçons sur la génération des vertébrés. Recueillies par le Dr. F. Henneguy. Paris 1879.
5. Derselbe: Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'oeuf chez les Géophiles. Zool. Anz. VI, 1883.
6. Derselbe: Centrosome et Dotterkern. Journ. de l'Anat. et de la Phys. 29me année, 1893.
7. Balfour, F. M.: A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes, London 1878.
8. Derselbe: On the structure and development of the Vertebrate Ovary. Qu. Journ. of Mikr. Sc. T. 18, 1878.
9. Barfurth, D.: Biologische Untersuchungen über dic Bachforelle. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 27, 1886.
10. Bellag, G.: Recherches sur l'origine des corps jaunes de l'ovaire chez le rat et le cochon d'Inde. Compt. rend. de l'association des anatom., publ. par le prof. A. Nicolas. 1. sess. Paris 1899.
11. Van Beneden, E.: Contribution à la connaissance de l'ovaire des mammifères. Arch. de Biol., T. I, 1880.
12. Benckiser: Zur Entwicklungsgeschichte des Corpus luteum. Archiv f. Gyn., Bd. XXIII, 1884.
13. Beigel: Zur Naturgeschichte des Corpus luteum. Arch. f. Gyn., Bd. XXVII, 1888.
14. Beulin, J.: Das Corpus luteum und der obliterierte Follikel. Inaug. Diss., Königsberg 1879.
15. Bischoff, Th., C., W.: Entwicklungsgeschichte des Kanincheneies (1842), Hundeeies (1845), des Meerschweinchens (1852) und des Rehes (1854).
16. Born, G.: Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 43, 1894.
17. Brandt: Ueber aktive Formveränderung des Kernkörperchens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. X, 1874. Bd. XIII, 1877.
18. Braun, M.: Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. 1877,
19. Brock, B.: Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morphol. Jahrbuch, Bd. IV, 1879.
20. von Brunn, A.: Die Rückbildung nicht ausgestossener Eierstockseier bei Vögeln. Beiträge zur Anat. und Embryol., Festgabe an J. Henle. Bonn 1882.
21. Bühler, A.: Beiträge zur Kenntnis der Eibildung beim Kaninchen und der Markstränge des Eierstockes beim Fuchs und dem Menschen. Z. f. w. Z., Bd. 58, 1894.
22. Bühler, A.: Entwicklungsstadien menschlicher Corpora lutea. Verhandl. der anat. Ges., 14. Vers., Pavia 1900.

23. Derselbe: Rückbildung der Eifollikel bei Wirbeltieren. Morph. Jahrb. XXX. Bd.. 1902.
24. Calderwood, W. L.: A contribution of our knowledge of the ovary and interovarian egg in Teleostians. Journ. of the Mar. Biol. Assoc. Un. Kingd. Vol. II, 1892.
25. Call und Exner: Zur Kenntnis des Graaf'schen Follikels und des Corpus luteum beim Kaninchen. Sitz.-Ber. d. Wien. Akad., Bd. 72, 1875.
26. Clark, J. G.: Ursprung, Wachstum und Ende des Corpus luteum nach Beobachtungen am Ovarium des Schweines und des Menschen. Arch. f. Anat. und Phys, Anat. Abt., 1898.
27. Dalton, J. C.: Report on the Corpus luteum. Transact. of the Amer. Gyn. Soc. Vol. II, 1878.
28. Eigenmann, C. H.: On the precocious segregation of the sex-cells in Micrometrus aggregatus, Gibbons. Journ. of Morpholog. Boston 1891.
29. Eimer, Th.: Untersuchungen über die Eier der Reptilien. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 8, 1872.
30. Eismond, Jos.: Einige Beiträge der Attraktionssphären und der Centrosomen. Anat. Anz., Bd. 10, 1895.
31. Fillipi, F. de: Zur näheren Kenntnis der Dotterkörperchen der Fische. Z. f. w. Z., Bd. 10, 1860.
32. Flemming, W.: Ueber die ersten Reifungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 10, 1874.
33. Derselbe: Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Säugetiereiern beim Untergang Graaf'scher Follikel. Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abt., 1885.
34. Gegenbaur, C.: Ueber den Bau und die Entwicklung der Wirbeltiereier mit partieller Dotterteilung. Müllers Archiv, 1861.
35. Giacomini, E.: Contributo all isto logia dell'ovario dei Selaci con speciale riguardo sopra ad alcune particolarità di struttura riscontrata nell'ovario di Myliobates bovina. Ricerch. laborat. anat. norm. Un. Roma. Vol. 5, 1896.
36. Derselbe: Sui corpi lutei veri degli Anfibi con una breve appendice sui corpi lutei veri degli uccelli »Gallus domesticus«. Monit. zool. ital. A. 7, 1896.
37. Foulis, J.: The development of the ova, and the structure of the ovary in man and other mammalia etc. Journ. of An. and Phys. Vol. 13, 1879.
38. Gemmill, J. F.: Zur Eibildung bei den anuren Amphibien. Arch. f. An. und Phys. Anat. Abt., 1896.
39. Goette: Entwicklungsgeschichte der Unke, 1875.
40. De Graaf, R.: Opera omnia. Leyden 16, 1877.
41. Grohe: Ueber den Bau und das Wachstum des Eierstocks und einige krankhafte Störungen desselben.
42. Häcker, V.: Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. A. f. mikr. Anat., Bd. 41, 42, 1893.
43. Harz: Beiträge zur Histologie des Ovariums der Säugetiere. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 22, 1893.

44. Heape, W.: The Menstruation and Ovulation of Macacus Rhesus, with Observations on the changes undergone by the discharged Follicle. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London. Vol. 188, 1897.
45. Henneguy, L. F.: Le corps vitellin de Balbiani dans l'oeuf des vertébrés. Journ. de l'Anat. et de la Phys., 1893. 29me Année.
46. Derselbe: Recherches sur l'atrésie des follicules de Graaf chez les Mammifères et quelques autres vertébrés. Journ. de l'anat. et de la phys. A. 30, 1894.
47. Herrick, F. H.: Movements of the nucleolus through the action of gravity. Anat. Anz., Bd. 10, 1895.
48. His, W.: Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung bei Knochenfischen. Leipzig 1873.
49. Derselbe: Notizen über das Ei und über die Entwicklung der Salmoniden. Internat. Fischerei Ausst. Berlin, Abt. Schweiz, 1880.
50. Hoffmann, C. K.: Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Z. f. w. Z., Bd. 44, 1886.
51. Derselbe: Etude sur le développement de l'appareil urogénital des oiseaux. Verh. der Koninkl. Acad. v. Wetensch. Amsterdam 1893. Deel I, No. 4.
52. Holl, M.: Ueber die Reifung der Eizelle des Huhns. Sitzber. der Kgl. Akad. d. Wissensch. (Math. Naturw. Cl.) Bd. 99. Wien 1891.
53. Derselbe: Ueber die Reifung der Eizelle bei den Säugetieren. Sitzber. der K. Akad. der Wissensch. (Math. Naturw. Cl.) Bd. 102, Wien 1893.
54. Hölzl, H.: Ueber die Metamorphose des Graaf'schen Follikels. Virchows Arch., Bd. 143, 1893.
55. Janošík: Bemerkungen über die Entwicklung des Genitalsystems. Sitzber. der Kgl. Akad. d. Wissensch. (Math. Naturw. Klasse) Bd. 99, Wien 1890.
56. Derselbe: Die Atrophie der Follikel und ein seltsames Verhalten der Eizelle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 48.
57. Jungersen: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arb. aus d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg, Bd. 9, 1889.
58. Katschenko, N.: Über den Reifungsprozess des Selachiereies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 50, 1890.
59. Kolessnikow: Über die Eientwicklung bei Batrachii und Knochenfischen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 15, 1878.
60. v. Kölliker, A.: Über Corpora lutea atretica bei Säugetieren. Verhandl. d. anat. Ges, 11. Vers., Berlin, 1898.
61. Derselbe: Über die Entwicklung des Graaf'schen Follikels. Sitzungsber. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg, 1898.
62. Kreis, Ot.: Die Entwicklung und Rückbildung des Corpus luteum spurium beim Menschen. Arch. f. Gyn., Bd. 58, 1899.
63. Lankester (Ray): Contribution to the Developmental History of the Mollusca. Philos. Transactions., Vol. 165, London, 1875.
64. Leydig: Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie, Leipzig, W. Engelmann, 1852.

65. Derselbe: Zur Anatomie und Histologie der Chimacra monstrosa. Müllers Archiv, 1851.
66. Derselbe: Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zool. Jahrb. (Abt. Anat. u. Ont.), Bd. 3, 1889.
67. Lindgren, H.: Über das Vorhandensein von wirklichen Porenkanälchen der Zona pellucida des Säugetiereies und über die von Zeit zu Zeit stattfindende Einwanderung der Granulosazellen in das Ei. Archiv f. Anat. u. Phys. (Anat. Abt.), 1877.
68. Löwenthal, N.: Über die Protoplasmastruktur der Kornzellen des Eierstocks. Anat. Anz., Bd. 3, 1888.
69. Derselbe: Zur Kenntnis des Keimfleckens im Urei einiger Säuger. Anat. Anz., Bd. 3, 1888.
70. Ludwig, H.: Über die Eibildung im Tierreiche. Arb. aus d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg, 1874.
71. MacLeod, J.: Recherches sur la structure et le développement de l'appareil reproductif femelle des Téléostécns. Arch. de Biol., Bd.2, 1881.
72. Derselbe: Contributions à l'étude de la structure de l'ovaire des mammi fères. Arch. de Biol., Bd. 1, 1880.
73. Mayer, Paul: Über Eigentümlichkeiten in den Kreislauforganen der Selachii. Mitteilungen a. d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. 8, 1898.
74. Mayer, Johann Aug.: Über die Zerfallsvorgänge an Ovarialeiern von Lacerta agilis. Anat. Hefte, Bd. 11, 1901.
75. Mertens, H.: Recherches sur la signification du corps vitellin de Balbiani dans l'Ovule des Mammifères et des Oiseaux. Arch. de Biol. Bd. XIII, 1893.
76. Mihalkowics, G. V. von: Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. III. Die Geschlechtsdrüsen. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Hist., Bd. 2, 1885.
77. Mingassini, Tio: Corpi lutei veri e falsi dei Rettili. Ricerch. lab. anat. norm. Univ. Roma, vol. 3, 1893.
78. Minot, Ch. S.: Gegen das Gonotom. Anat. Anz., Bd. 9, 1894.
79. Nagel, W.: Über das Vorkommen von Primordialeiern ausserhalb der Keimdrüsenanlage beim Menschen. Anat. Anz., Bd. 4, 1889.
80. Derselbe: Das menschliche Ei. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 26, 1888.
81. Derselbe: Über die Entwicklung des Urogenitalsystems des Menschen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 34, 1889.
82. Derselbe: Die weiblichen Geschlechtsorgane. Handb. d. Anat. d. Mensch. Karl von Bardeleben, Bd. 7, T. 2, Abt. 1, Jena 1896.
83. Derselbe: Über neuere Arbeiten auf dem Gebiete der Anatomie der weiblichen Geschlechtsorgane. Ergebn d. Anat. und Entwicklungsgesch., Bd. 8, 1898.
84. Nussbaum, M.: Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 18.
85. Owsiannikow, Ph.: Studien über das Ei, hauptsächlich bei Knochenfischen. Memoires de l'Ac. Impér. des Sciences de St. Petersbourg, VII. Serie, Bd. 33, No. 4, 1885.
86. Paladino: Ulteriori ricerche sulla distrusione e rinnovamento continuo del parenchimo ovarico nei mammiferi. Anat. Anz., Bd. 2, 1887.

87. Derselbe: Ulteriosi ricerche sulla distrusione e rinnovamento continuo del parenchimo ovarico nei mammiferi. Anat. Anz., Bd. II, 1887.

88. Pflüger: Über die Eierstöcke der Säugetiere und des Menschen, Leipzig 1863.

89. Prenant, A.: Sur les deux sortes de cellules granuleuses chez les Reptiles. Int. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 11, 1889.

90. Rabl, C.: Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb., Bd. 15, 1889.

91. Derselbe: Über die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. Morphol. Jahrb., Bd. 24, 1896.

92. Rabl, H.: Beitrag zur Histologie des Eierstocks des Menschen und der Säugetiere. Anat. Heft., Bd. 11, 1898.

93. Rathke: Über den Darmkanal und die Zeugungsorgane der Fische. Neueste Schr. der Math. Gesellsch., Danzig 1820—24.

94. Rumbler: Über Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und im Keimbläschen von Matasoen vorkommenden Binnenkörper (Nucleolen). Eine Theorie zur Erklärung der verschiedenartigen Gestalt dieser Gebilde. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 56.

95. Rückert, J.: Über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Arch. f. Anat. u. Phys. (Anat. Abt.) 1888.

96. Derselbe: Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz., Bd. 7, Nummer 4 und 5, 1892.

97. Ruge, G.: Vorgänge am Eifollikel der Wirbeltiere. Morph. Jahrb., Bd. 15, 1889.

98. Sarasin, C. F.: Reifung und Furchung des Reptilieneies. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Bd. 6, 1883.

99. Scharff, R.: On the intra-ovarian egg of some osseous fishes. Quart. Journ. of Micr. Sc., 1887.

100. Schaefer, E. A.: On the structure of the immature ovarian ovum in the common Fowl and in the Rabbit etc. Proc. of the Royal Soc. of London, vol. 30, 1880.

101. Schmidt, Aug. Herm.: Onderzoekingen betreffende het Ovarium der Selachii, Doktor-Dissertation, Utrecht 1898.

102. Schottländer: Über den Graaf'schen Follikel, seine Entstehung beim Menschen und seine Schicksale bei Mensch und Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 41, 1893.

103. Schrön: Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie des Eierstocks der Säugetiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 12, 1863.

104. Schulin, K.: Zur Morphologie des Ovarium. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 19, 1881.

105. Schultz, A.: Zur Entwicklungsgeschichte des Selachiereies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 11, 1875.

106. Schultze, O.: Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45, 1887.

107. Semon, R.: Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzierung zum Hoden. Jenaer Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 21.

108. Derselbe: Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Jenaer. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 26, 1892.

109. Semper, C.: Das Urogenitalsystem der Plagiastomen und seine Bedeutung für das der übrigen Säugetiere. Arb. aus d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg, Bd. 2, 1875.

110. Slavjansky: Zur normalen und pathologischen Histologie der Graaf'schen Follikel des Menschen. Virch. Arch., Bd. 51, 1870.

111. Spiegelberg: Über die Bildung und Bedeutung des gelben Körpers im Eierstock. M. f. Geburtsh. u. Gyn., Bd. 26, 1865.

112. Sobotta, J.: Über die Bildung des Corpus luteum bei der Maus. Anat. Anz., Bd. 10, No. 15, 1895.

113. Derselbe: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 47, 1897.

114. Derselbe: Über die Bildung des Corpus luteum beim Kaninchen etc. Anat. Hefte, Bd. 8, 1897.

115. Derselbe: Noch einmal zur Frage der Bildung des Corpus luteum. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 53, 1898.

116. Derselbe: Über die Entstehung des Corpus luteum der Säugetiere. Erg. der Anat. und Entwicklungsgesch, Bd. 8, 1898.

117. Derselbe: Über das Corpus luteum der Säugetiere. Verhandl. d. anat. Ges., Tübingen 1899.

118. Strahl: Die Rückbildung reifer Eierstockseier am Ovarium von Lacerta agilis. Verh. der anat. Ges., Wien 1892.

119. Stratz, Ch.: Der geschlechtsreife Eierstock bei dem Säugetiere. Von der Utrechter Ges. f. Kunst u. Wiss., gekr. Preisschr., Haag 1898.

120. Stoeckel, W.: Über Teilungsvorgänge in Primordialeiern bei einem Erwachsenen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 53, 1898.

121. Swammerdam, J.: Bibel der Natur. Deutsche Ausg., Leipzig 1759.

122. Tait: The corpus luteum. Lancet, Vol. 1, No. 1, 1892.

123. von la Valette St. George: Über den Keimfleck und die Deutung der Eiteile. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 2, 1866.

124. Van der Stricht: La ponte ovarique et l'histogénése du corps jaune. Bull. Acad. med. Belgique, 1901.

125. Derselbe: Demonstration (Corpora lutea) von Fledermäusen. Verh. d. anat. Ges., Bonn 1901.

126. Virchow: Durchtreten von Granulosazellen durch die Zona pellucida des Säugetiereies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 24, 1885.

127. Waldeyer: Eierstock und Ei. Leipzig 1870.

128. Will: Über die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insekten. Zool. Anz., Bd. 7, 1884.

129. Zwicky: De corporum luteorum origine atque transformatione Diss. inaug., Turici 1844.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIII, XIV und XV.

Fig. 1. Sehr grosses Ovarium eines im Rhein aufsteigenden Maifisches vom 6. Mai 1902.

Fig. 2. Mittelgrosses Ovarium vom 15. Juli 1901 aus dem Rheydter Schonrevier.

Fig. 3. Sehr kleines zusammengefallenes Ovarium vom 15. Juli 1901 aus dem Rheydter Schonrevier.

Fig. 4. Querschnitt durch das in Fig. 3 dargestellte Ovarium. Flemm. Cell. Safr.

Fig. 5. Urei. 15. Juli 1901. Flemm. Paraff. Safr.

Fig. 6. Geteiltes Urei. 15. Juli 1901. Flemm. Paraff. Safr.

Fig. 7. In vier Zellen geteiltes Urei. 15. Juli 1901. Flemm. Cell. Safr.

Fig. 8. Zellnest mit deutlich nachweisbarer Epithelumwucherung. Flemm. Paraff. Safr.

Fig. 9. Zellnest mit Eizellen im Ruhezustand. 15. Juli 1901. Flemm. Paraff. Safr.

Fig. 10 Junges Ei. 15. Juli 1901. Mit Follikel und Thekazellen. Flemm. Paraff. Safr.

Fig. 11. Kleine Eizelle mit Follikel und Thekazellen. 15. Juli 1901. Flemm. Cell. Safr.

Fig. 12. Zona radiata mit Follikelzellen von einem kleinen Ei vom 6. Mai 1902. Flemm. Paraff. Häm. (Delaf).

Fig. 13. Zona radiata mit Follikelzellen von einem grossen Ei vom 6. Mai 1902. Flemm. Paraff. Häm. (Delaf).

Die photographischen Abbildungen der Fig. 1—3 verdanke ich der Güte des Herrn Dr. med. Dresen-Bonn. Die Zeichnungen 5—13 sind gezeichnet mit Homog. Imm. $^1/_{16}$., Tub. 160. Oc. 4. Leitz; Fig. 4 mit Obj. 2. Oc. 0. Tub. 160. Leitz.

Die merkwürdigen, $2^1/_4$ Millimeter langen Spermien des Batrachiers Discoglossus pictus Otth.

Von

Dr. med. E. Ballowitz,

ausserordentl. Professor der Anatomie und Prosektor am anatomischen Institut der Universität Greifswald.

Hierzu Tafel XVI.

Als ich mich vor Jahren mit der Feststellung des feineren Baues der Spermien der Amphibien beschäftigte und im Jahre 1890 in diesem Archiv[1]) die Resultate meiner Untersuchungen veröffentlichte, war mir bei dem Studium der Literatur die folgende Notiz von Spengel[2]) in seinem „Urogenitalsystem der Amphibien" aufgefallen. Auf Seite 100 heisst es dort: „Discoglossus besitzt die längsten Spermatozoën, welche meines Wissens je beobachtet worden sind: sie sind über zwei Millimeter lang; davon kommt fast die Hälfte auf den dünnen, korkzieherförmigen Kopf, das Übrige auf den mit unmessbar feiner Spitze auslaufenden und mit einer äusserst zarten undulierenden Membran umgebenen Schwanz."

Diese Notiz Spengels erregte damals in mir den Wunsch, die frischen Spermien dieses Batrachiers einer genauen Untersuchung zu unterziehen, da ich naturgemäss so enorm grosse Gebilde für ein sehr günstiges Objekt halten und mir von ihrer Untersuchung wichtige Aufschlüsse versprechen musste.

Seit jener Zeit versuchte ich daher fast in jedem Frühling, in den Besitz frischgefangener, brünstiger Discoglossen zu gelangen.

Meine Bemühungen waren aber alle die Jahre hindurch ohne Erfolg, bis es mir im Frühling des vorigen und dieses Jahres glückte, ein ausreichendes Untersuchungsmaterial von brünstigen Discoglossen beider Geschlechter zu erhalten. Das verdanke ich der freundlichen Vermittelung des Herrn Dr. Wolterstorff, Custos am städtischen Museum in Magdeburg, und des Herrn

---

[1]) E. Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoën. III. Fische, Amphibien und Reptilien. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. 36, 1890.

[2]) C. Spengel, Das Urogenitalsystem der Amphibien. I. Teil. Der anatomische Bau des Urogenitalsystems. Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg, Bd. III, 1876/77.

Johannes Berg in Lüdenscheid. Ich nehme auch an dieser Stelle gerne Veranlassung, den beiden Herren für ihre äusserst liebenswürdige Bereitwilligkeit und die vielen Mühen, denen sie sich meinetwegen unterzogen haben, meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Meine Anstrengungen wurden reichlich belohnt durch die Resultate der Untersuchung. Es stellte sich heraus, dass die Spermien dieses Batrachiers nicht allein durch ihre Grösse ausgezeichnet sind, sondern auch durch ihren Bau ganz einzig dastehen. Mir ist kein Tier bekannt, dessen Spermien — ganz abgesehen von der Grösse — den Samenkörpern des Discoglossus in allen wesentlichen Punkten glichen.

Das Batrachiergenus Discoglossus ist der Familie der Ranidae verwandt und unterscheidet sich von dem Genus Rana hauptsächlich durch die grosse, eiförmige, fast ganz angewachsene Zunge und die verbreiterten Sacralquerfortsätze. Die Spezies Discoglossus pictus Otth. besitzt etwa die Grösse unserer Rana fusca Rösel, ist ihr auch, abgesehen von der Färbung, in ihrem äusseren Habitus ähnlich.

Nach von Bedriaga[1]) hat die wohl nur in den westlich gelegenen Ländern des Mittelmeerbeckens vorkommende Spezies D. pictus in Europa eine ziemlich beschränkte Verbreitung. Als ihre eigentliche Heimat muss nach dem genannten Autor die pyrenäische Halbinsel angesehen werden, woselbst sie namentlich im Westen, also in Portugal, im Süden und in den Centralprovinzen Spaniens überall gemein ist. Ferner kommt dieser Frosch auf Corsika und Sardinien vor, schliesslich auch in Nordafrika; in letzterem ist sein Wohngebiet Tunis, Algerien und Marokko.

Ich erhielt die Discoglossen zum Teil aus Coimbra in Portugal, zum Teil aus Sardinien. Die ersteren waren für meine Untersuchungen weniger geeignet, wohl aber die letzteren. Ende Februar traf die erste Sendung aus Sardinien bei mir ein, Mitte Mai dieses Jahres ebendaher die zweite. Jede bestand aus etwa zwei Dutzend grosser, zwischen feuchtem Moos sehr zweckmässig verpackter, männlicher und weiblicher Exemplare, welche sehr munter ankamen. Bei den Männchen waren die Brunstschwielen

[1]) J. von Bedriaga, Die Lurchfauna Europas. I. Anura, Froschlurche. Bulletin de la Société impériale des Naturalistes de Moscou. Année 1889. N. S. T. III. Moscou 1890, p. 545.

an den Vorderextremitäten gut ausgebildet. Hervorzuheben ist, dass sich die Brunstschwielen wie auch der Zustand des Hodens bei den Männchen der Februar- und der Maisendung aus Sardinien völlig gleich verhielten.

Die Untersuchung[1]) der alsbald nach der Ankunft frisch getöteten Männchen ergab, dass die zu Samenbläschen stark erweiterten[2]) Harnleiter kein Sperma enthielten, und Spermien sich nur in den Hoden vorfanden.

Wie durch die Arbeiten von Wittichs[3]) und Spengels[4]) bekannt ist, besitzt der Hode von Discoglossus einen eigenartigen Bau. An meinen Exemplaren war das Organ länglich olivenförmig, 13 mm lang, 8 mm breit und ebenso hoch. An seiner ventralen Fläche sieht man durch die äussere Hülle zahlreiche, parallel nebeneinander liegende Schläuche durchschimmern, deren jeder fast die Länge der ganzen Drüse besitzt. An dem frischen, brünstigen Hoden erscheinen diese Schläuche nun eigentümlich weisslich, asbestartig glänzend; nur an der dorsalen Fläche des Organs sind sie ohne Glanz, matt weisslichgelb. Eröffnet man die weisslichen Schläuche unter physiologischer Kochsalzlösung, so ergiesst sich aus ihnen eine reichliche, weisse, cohärente Masse, welche sich in der Kochsalzlösung alsbald mehr verteilt. Diese weissliche Masse wird von den zahlreichen in den Schläuchen parallel nebeneinander liegenden Spermien und Spermienbündeln gebildet; die letzteren kann man in der Aufschwemmung und auch in den Schläuchen des intakten Organs schon mit einer schwachen Lupe als weissliche Streifen erkennen.

Wenn man die herausgetretene Spermamasse zum Zwecke der Verteilung in der Kochsalzlösung mit einer Nadel umrührt, so manifestiert sich die langfädige Beschaffenheit der Spermien schon makroskopisch sehr deutlich: überall sieht man lange Streifen und fädige Zusammenballungen. Nimmt man etwas Sperma-

---

[1]) In Betreff der von mir angewandten mikroskopischen Untersuchungstechnik siehe den von mir verfassten Artikel „Spermien" in der „Encyklopädie der mikroskopischen Technik", herausgegeben von Ehrlich, R. Krause u. A., Wien 1903.

[2]) Nach Spengel (l. c. p. 90) erreicht die Erweiterung des Harnleiters unter allen Batrachiern bei Discoglossus den höchsten Grad. (Vielleicht hängt diese starke Erweiterung mit der extremen Grösse des Spermien zusammen Bz).

[3]) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie Bd. IV, 1853.

[4]) L. C.

substanz mit der Nadelspitze aus der Flüssigkeit heraus, so zieht sich die Masse in feine, lange Fäden aus. Das ist dieselbe Erscheinung, welche ich auch bei der Verdünnung des Spermas mancher Insekten, z. B. der Dyticiden[1]), deren Spermien besonders lange Fäden darstellen, beobachtete. Hieraus kann man schon ohne mikroskopische Untersuchung darauf schliessen, dass es sich um ganz besonders lange, fädige Spermien handeln muss.

Es war nun keine ganz leichte Aufgabe für mich, die Länge der Discoglossusspermien einigermassen genau zu bestimmen. Denn ich hatte nur Hodeninhalt zur Verfügung, in welchem die Spermien meist zu Bündeln vereinigt waren. Ich traf allerdings auch sehr viele isolierte Spermien an, aber, wie jetzt schon bemerkt sein mag, niemals in Bewegung; infolge der mangelnden Eigenbewegung musste naturgemäss auch die Verteilung der Körper in der Verdünnungsflüssigkeit weniger vollkommen werden. Diese Hodenpräparate bereiten der Untersuchung mehr Schwierigkeiten, als etwa der Inhalt des Receptaculums, weil sich ausser den Spermien noch viele andere Zellen, dann auch Entwicklungsformen und degenerierte Samenkörper darin befinden und das Präparat unrein machen. Für feinere Untersuchungen ist es daher immer besser, wenn man ganz reines Spermienmaterial hat, wie es etwa im Inhalt des Receptaculums oder eines prall gefüllten Ausführungsganges vorliegt. Da ich aber über ein sehr reichliches Tiermaterial verfügte und zahlreiche Männchen untersuchen konnte, wurde es mir möglich, die genannten Schwierigkeiten zu überwinden. Das gelang dadurch am besten, dass ich den Inhalt von solchen Hodenschläuchen, welche besonders reich an ausgebildeten Spermien waren, stark, wenn auch nicht zu sehr, verdünnte und mit feinen, glatt polierten Nadeln verteilte. Alsdann erhält man die langen Fäden oft völlig isoliert und kann sie in allen ihren Teilen genau überblicken.

Die isolierten Fäden sind aber nur selten einigermassen gerade gestreckt, gewöhnlich erscheinen sie vielmehr unregelmässig hin und her gebogen, sodass für eine genauere Messung Fehlerquellen geschaffen werden. Dazu kommt, dass die ganzen, langen Spermien von vorn bis hinten hin, wie wir noch weiter sehen werden, aus sehr zahlreichen Spiraltouren bestehen. Gleichen

[1]) E. Ballowitz, Die Doppelspermatozoen der Dyticiden. Zeitschr. für wissensch. Zoologie Bd. IX, 1895.

sich diese Spiralen bei einer durch die Behandlung etwa eintretenden Erweichung des Fadens, z. B. bei Anfertigung eines Deckglastrockenpräparates, etwas aus, so wird das Spermium dadurch naturgemäss verlängert werden müssen. Schliesslich zerbrechen die dünnen Fäden auch leicht, sodass man in den Präparaten mehr Bruchstücke, als ganze Körper antrifft. Besonders die vorderen und hinteren Enden können leicht abbrechen; man muss daher vor jeder Messung erst genau prüfen, ob die Enden der Fäden auch wirklich intakt sind.

Alle diese Uebelstände habe ich dadurch zu beseitigen gesucht, soweit das überhaupt möglich war, dass ich die Messungen in grösserer Zahl an möglichst gerade gestreckten, isolierten, völlig intakten Spermien ausführte.

Unter 20 genauen Messungen der Gesamtlänge wie auch der einzelnen Teile fand ich nur einmal ein Ausmass unter 2 mm und zwar 1,89 mm, wobei sowohl der Kopf als auch die Geissel unter 1 mm blieb. Alle übrigen Messungen ergaben eine Spermiumlänge von über 2 mm, welche sich zwischen 2,22 bis 2,27 mm bewegte und im Durchschnitt 2,25 ($2^1/_4$) mm betrug.

Fig. 1 auf Taf. XVI ist genau nach einem durch Osmiumsäuredämpfe fixierten, mit Gentianaviolett gefärbten Präparate gezeichnet. Um den langen Faden auf der Tafel unterzubringen, wurde er in mehrere Schleifen zusammengeknäuelt dargestellt, wie sie in den Präparaten an den Gebilden oft beobachtet werden, wenn auch eine so enge Zusammenknäuelung auf so knappem Raume nur selten ist. Als Vergrösserung habe ich für diese Zeichnung die Hälfte derjenigen Vergrösserung gewählt, welche ich in den meisten meiner früheren Publikationen für die Tafelfiguren genommen hatte, und welche z. B. für die Spermien anderer Amphibien, auch der grossen der Urodelen[1]), gerade ausreichte. Hätte ich diese selbe Grösse auch für Discoglossus in Anwendung gebracht und in ihr das Spermium in ausgestrecktem Zustande zeichnen wollen, so hätte ich ein Tafelformat von $2^1/_2$ Metern zur Verfügung haben müssen!! Misst der zusammengeknäuelte Faden der Fig. 1 doch schon $1^1/_4$ Meter.

Um eine Vorstellung von der enormen Grösse der Discoglossus-Spermien zu geben, habe ich auf der Tafel links neben

[1]) Dieses Archiv Bd. XXXVI, 1890, Tafel XI und XII.

Fig. 1 die etwa in der gleichen Vergrösserung, wie Fig. 1, ausgeführten Längen der Spermien von Rana esculenta (Fig. 1a), Bufo calamita (Fig. 1b) und auch vom Menschen[1]) (Fig. 1c) gestellt. Man sieht, die Grössendifferenz zwischen den Samenkörpern des Scheibenzünglers und der ihm nahe verwandten Batrachier ist eine im höchsten Grade auffällige.

Die Discoglossus-Spermien werden an Länge nur noch übertroffen von den Samenkörpern mancher Ostrakoden (Cypriden), welche geradezu gigantisch genannt werden können und die Körperlänge des sie beherbergenden Tieres selbst um das Vielfache übertreffen. So sind nach G. W. Müller[2]) z. B. die Spermien von Pontocypris mediterranea 3,276 mm und von P. monstrosa gar 5,0—7,0 mm lang, während die Körperlänge von Pontocypris monstrosa selbst nur 0,6 mm beträgt.

Von den $2^1/_4$ mm der Gesamtlänge des Discoglossus-Spermiums kommen nun im Durchschnitt 1,14—1,17 mm auf den Kopf, 1,08—1,1 mm auf die Geissel.

Unter den von mir ausgeführten Messungen blieb 3mal die Kopflänge unter 1 mm (0,82—0,93 mm); als grösste Länge wurde ebenso oft 1,2 mm und etwas darüber festgestellt. Das geringste Ausmass der Geissel betrug einmal 0,970 mm, ein zweites Mal 1,035 mm; die grösste Länge der Geissel war 1,2 bis 1,21 mm (2mal). Am häufigsten wurde an der Geissel 1,08 bis 1,09 mm, sehr oft auch 1,1 mm und etwas darüber gemessen. Diese Differenzen erklären sich vielleicht zum Teil durch die oben betonten Fehlerquellen. Für den Kopf habe ich an den einzelnen Spermien stets ein etwas grösseres Ausmass als für die Geissel erhalten, sodass etwas über die Hälfte auf den Kopf kommt (nach Spengel, siehe oben, fast die Hälfte).

Zu bedauern ist, dass dieser enormen Länge nicht auch eine damit im Verhältnis stehende Dicke entspricht; die Discoglossus-Spermien würden dann ein grossartiges Objekt für das Studium der Befruchtungserscheinungen im Ei abgeben. Kopf und Geissel sind aber nur relativ dünn und fein; der hintere,

---

[1]) Ich habe hierfür die Längenmasse zu Grunde gelegt, welche Waldeyer (Handbuch der vergl. und experm. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, 9. Lieferung, 1902, pg. 158 und 159) in seiner Tabelle angegeben hat.

[2]) G. W. Müller, Ostrakoden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 21. Monographie. Berlin 1894, pg. 134 und pg. 253.

dickste Teil des Kopfes, welcher nur sehr wenig breiter ist als der anstossende Geisselteil, misst der Quere nach nur 0,0012 mm.

Am Kopf gelang es mir, drei verschiedene Abschnitte nachzuweisen, für welche ich die gleiche, indifferente, vorläufige Bezeichnung wähle, die ich auch in meinen früheren Arbeiten gebraucht habe. Eine endgültige Nomenklatur, die zugleich Herkunft, Bedeutung und Homologie der Teile kennzeichnet, kann erst durch die genaue Feststellung der Spermatogenese gewonnen werden.

Das hinterste Ende des Kopfes wird von dem chromatinhaltigen, unzweifelhaft wohl aus dem Kern der Spermatide hervorgegangenen Hinterstück (Hst der Figuren) gebildet, welches sich mit den Kernfärbemitteln, z. B. Alaunkarmin, ausschliesslich färbt. Es ist verhältnismässig sehr kurz und besitzt nur die Länge von 0,036—0,04 mm. Hinten nur sehr wenig dicker als das anstossende Geisselende, verjüngt sich das Hinterstück nach vorn und geht ganz allmählich und ohne sichtbare Grenze in das Vorderstück des Kopfes über.

Das letztere (Vst der Figuren) ist enorm lang und färbt sich nicht mit Alaunkarmin; auch nach Tinktion mit Anilinfarben z. B. Gentianaviolett verliert es seine Färbung früher als das Hinterstück.

Am vordersten Ende des Kopfes sitzt dann schliesslich noch ein minimales, ganz kurzes, nadelförmiges Spitzenstück (Spst der Figuren 1 und 12—14), welches in eine äusserst feine, starre Spitze ausläuft. Bei intensiver Färbung mit Gentianaviolett ist es am Vorderstück nicht zu unterscheiden. (Fig. 12.) Blasst die Färbung aber ab, so tritt das hinterste Ende des Spitzenstückes ein wenig intensiver gefärbt, bisweilen fast knöpfchenartig, hervor und grenzt sich durch eine schmale, helle, lückenartige Stelle sehr deutlich und scharf von dem vordersten Ende des Vorderstückes ab. (Fig. 13.) An dieser Stelle bricht das Spitzenstück leicht ab (Fig. 14), sodass man in den Macerationspräparaten isolierte Spitzenstücke des öftern antrifft.

Alle drei Kopfabschnitte lassen nun eine sehr ausgesprochene spiralige Biegung erkennen, sodass der ganze Kopf aus sehr zahlreichen schmalen Spiraltouren besteht (Fig. 1). Nur der hinterste Teil des chromatinhaltigen Hinterstücks ist mehr gradlinig (Fig. 1, 15 und 16); doch erscheint auch hier

bei genauerer Prüfung eine leichte Spiraldrehung angedeutet. Im vorderen Abschnitt des Hinterstücks sind die Spiralen gut zu sehen und führen unmittelbar in die des Vorderstückes über. Das lange Vorderstück ist in sehr zahlreiche ziemlich gleich grosse Windungen in sehr auffälliger und charakteristischer Weise gewunden. Vgl. Fig. 1; Fig. 17 zeigt die Windungen aus dem mittleren Teile des Vorderstücks bei stärkerer Vergrösserung. Hinten bei ihrem Übergang in das Hinterstück des Kopfes werden die Spiralen eine kurze Strecke weit ein wenig schmäler. (Fig. 1, 15 und 16.) Auch am vorderen Ende des Vorderstücks sind sie ein wenig modifizirt und bilden hier eine Art Vorbohrer. Fig. 1, 12—14. Die ersten $2^1/_2$ Windungen erscheinen nämlich merklich breiter (0,0054 mm breit), wenn auch dieser Kopfabschnitt sich im Übrigen nicht von dem nach hinten folgenden Teil des Vorderstückes unterscheidet. Das vorderste Ende des Vorbohrers repräsentiert das oben geschilderte, haarscharfe Spitzenstück.

Wie ein Vergleich der Figuren 12—17 zeigt, verkleinert sich der Querdurchmesser des Kopfes von hinten nach vorn etwas.

In Macerationen und auch im Hoden an den nach der Brunst degenerierenden Spermien löst sich zuerst das Vorderstück auf, sodass dann das Hinterstück oft nur noch mit einem weichen, fadenartigen Rest des ersteren versehen ist.

Sind die Spermien im Hoden noch zu Bündeln parallel nebeneinander vereinigt, so werden die Spitzenstücke und Hinterstücke des Kopfes gewöhnlich von einem körnigen Protoplasma umgeben.

An dem intakten, frischen, ausgebildeten Spermium besitzen Vorderstück und Geissel eine gewisse, mit federnder Biegsamkeit verbundene Starrheit.

Nicht weniger merkwürdig, als der Kopf, ist die Geissel, an welcher auch eine sehr ausgesprochene, vielfache, spiralige Biegung nachweisbar wird. Sie besteht aus einer Hauptfaser (Hf der Figuren) und einem sehr wahrscheinlich „undulierenden“ Saum.

Die Hauptfaser studiert man am besten, wenn sie isoliert d. h. von dem Saum befreit ist, wie das in den Macerationen auf kurze Strecken eintritt. In Fig. 7 ist das im oberen Teil des abgebildeten Geisselstückes der Fall. Man sieht dann, dass die Faser ganz ähnlich wie der Kopf in sehr zahlreiche ziemlich

gleich lange Spiraltouren eingebogen ist; nur sind die (im Durchschnitt 0,009 mm langen) Spiralen merklich schmaler als am Vorderstück des Kopfes. (Vgl. Fig. 7 mit Fig. 17.) In der Nähe des Kopfes sind sie am schmalsten, in dem mittleren Teil der Geissel besitzen sie die sich gleich bleibende Breite der Fig. 7, am hintersten sich allmählich verjüngenden Ende der Faser erscheinen sie nur schwach ausgeprägt (Fig. 9.) Hat man die Spiralwindungen an der isolierten Hauptfaser einmal erkannt, so ist es sehr leicht, sie auch an der intakten Geissel bei mittlerer Einstellung sofort zu sehen (Fig. 2 und 3); sie werden hier nur durch die mit ihnen korrespondierenden Windungen des Saumes undeutlicher gemacht.

Dieser Saum setzt sich aus einer sehr deutlichen, relativ dicken Randfaser (Rf der Figuren) und einer Zwischenmembran (M der Figuren) zusammen.

Die Zwischenmembran ist schmal und äusserst dünn, lässt sich aber durch Färbung mit intensiv färbenden Anilinfarben, z. B. Gentianaviolett, gut sichtbar machen; sie nimmt dann eine zwar sehr zarte, aber doch deutliche Färbung an und ist, besonders wenn sich der Saum in den Präparaten, auch den Deckglastrockenpräparaten, der Glasfläche dicht angelegt hat, zu erkennen. (Fig. 5, 6 und 7.) Am besten tritt sie in die Erscheinung, sobald der Saum sich von der Hauptfaser eine Strecke weit abgelöst hat, wie es in den Macerationen nicht selten vorkommt. (Vergl. Fig. 7 bei M.)

Dem freien Rande der Zwischenmembran sitzt die Randfaser an. Diese ist relativ dick, aber doch dünner als die Hauptfaser.

Sehr eigenartig sind nun die Anheftung und Biegung des Saumes, beide müssen naturgemäss an der Randfaser am deutlichsten zum Ausdruck kommen. Die Untersuchung ergab, dass es sich hier um einen wirklichen Spiralsaum mit krausenförmigen Fältelungen des Randes handelt. Dies festzustellen, ist nicht ganz leicht, der Saum ist ein förmliches Testobjekt und erfordert eine gute Immersion und zweckmässige Beleuchtung.

Stellt man ein Stück der durch Osmiumsäuredämpfe fixierten, ungefärbten, in Wasser liegenden Geissel ganz oberflächlich ein (Fig. 2a), so tauchen zuerst Biegungen der Randfaser und der

zu ihr gehörigen Membran auf, welche in bestimmten Abständen alle in derselben Richtung schräg an der Geissel verlaufen. Geht man jetzt zu der ganz tiefen Einstellung über (Fig. 2b), so sieht man auch wieder kurze Stücke der Randfaser in denselben bestimmten Abständen, diese Stücke liegen aber in den bei oberflächlichster Einstellung freien Strecken und haben genau die entgegengesetzte Verlaufsrichtung, wie die oberen; auch liegt die Hauptfaser über ihnen. Die bei oberer und unterer Einstellung erscheinenden Stücke setzen sich bei mittlerer Einstellung unter Gebrauch der Mikrometerschraube unter einander in Verbindung. Die Zeichnung der Figur 3 wurde in dieser Weise gewonnen. Aus dieser von mir oft und stets mit dem gleichen Erfolge wiederholten Prüfung folgt, dass die Randfaser mit ihrer Membran spiralig um die Hauptfaser herum in sehr zahlreichen Touren verlaufen muss.

Aber auch noch andere Befunde sprechen für die spiralige Anheftung. So habe ich in den Macerationen niemals gesehen, dass sich die Randfaser auf grössere Strecken abgelöst hatte und dabei in weiterer Entfernung von der Hauptfaser lag, wenn sie nicht gleichzeitig eingerissen war. Hatte die abgelöste Randfaser aber ihre Kontinuität gewahrt, so liess sich ihre spiralige Umwicklung noch erkennen, wie die Fig. 4 und 8 zeigen. Auch die sehr offenkundige spiralige Einbiegung der Hauptfaser deutet schon an sich auf einen spiraligen Verlauf des Saumes hin, die Existenz einer spiraligen Stützfaser macht von vornherein das Vorhandensein eines gleichfalls spiraligen undulierenden Saumes wahrscheinlich.

Ich habe besondere Mühe darauf verwandt, diese Tatsache festzustellen, weil sich die undulierende Membran bei Alytes, Bufo und den Urodelen anders verhält. Wie Czermak[1]) zuerst erkannt hat und auch ich[2]) betont habe, verläuft der undulierende Saum bei den genannten Amphibien nicht spiralig, wie oft fälschlich angenommen, sondern ist an der Hauptfaser einseitig angeheftet. Damit stimmt überein, dass hier auch

[1]) J. N. Czermak: Über die Spermatozoiden von Salamandra atra. Gesammelte Schriften Bd. I. Abgedruckt in der „Übersicht der Arbeiten und Veränderungen der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur im Jahre 1848. Breslau 1849."

[2]) Dieses Archiv 1890, Bd. 36.

die Stütz- oder Hauptfaser, von der flachen Spirale abgesehen, in welche sich das sich bewegende Spermium krümmt, gerade gestreckt ist, keine kleineren Spiraltouren besitzt. Um so beachtenswerter ist der ausgesprochene spiralige Verlauf bei Discoglossus.

Dieser Spiralverlauf der Randfaser erhält aber noch eine Komplikation, welche seine Untersuchung wesentlich erschwert. Wie oben schon angedeutet, ist die Randfaser krausenförmig und wie es scheint, bisweilen ein wenig unregelmässig umgebogen, sodass Fältelungen entstehen, welche den von mir am Krausensaum gewisser Insekten[1]) beschriebenen mehr als denen der Urodelen gleichen.

Stellt man die durch Osmiumsäuredämpfe fixierten, ungefärbten oder gefärbten, in Wasser liegenden Geisseln ein, so sind die Fältelungen leicht festzustellen. In Fig. 2a und b sieht man sie bei oberflächlicher und tiefer Einstellung; in der obigen Erläuterung dieser beiden Figuren wurden sie noch nicht erwähnt, wie jetzt ergänzend bemerkt werden muss. Figur 3 ist genau nach einem mit Gentianaviolett tingierten Präparat gezeichnet und demonstriert den spiraligen Verlauf und die Fältelungen der Randfaser sehr instruktiv.

Legen sich die Spermien der Deckglasfläche dicht an, wie es in Deckglastrockenpräparaten oder dann geschieht, wenn die gefärbten Spermien einige Zeit in Wasser unter dem Deckglase gelegen haben, so projizieren sich gewissermassen die Faltungen in einer Ebene und sind übersichtlich zu überblicken. Fig. 5; auch Fig. 4 an der abgelösten Randfaser. Hatte sich die Randfaser etwas erweicht, bevor sie sich der Deckglasfläche anlegte, so haben die krausenartigen Fältelungen Zeit gefunden, sich mehr auszugleichen; man erhält dann einen mehr wellenförmigen, einfacheren Verlauf der Randfaser. (Fig. 6.) Die Bilder der letzteren Figuren erinnern ganz ausserordentlich an die ähnlichen Erscheinungsformen des undulierenden Saumes der Urodelen und könnten in einem Beobachter den Glauben erwecken, dass auch bei Discoglossus der Saum einseitig angeheftet wäre, wenn er sich nicht

---

[1]) E. Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktilen Elemente. Die Spermatozoen der Insekten. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. L, 1890.

zuvor durch Untersuchung an den in Wasser befindlichen Spermien von dem Spiralverlauf überzeugt hätte. Es sei noch erwähnt, dass ich auch an den der Glasfläche anhaftenden Spermien nicht beobachten konnte, dass sich der noch festsitzende Saum auf grössere Strecken einseitig neben die Hauptfaser gelegt hatte, wie es bei den mit breitem Saum versehenen Samenkörpern der Urodelen nicht selten zur Beobachtung kommt, wie Fig. 55 der Tafel XII meiner mehrfach zitierten Abhandlung[1]) bei Triton marmoratus zeigt.

Der spiralige, mit Zwischenmembran versehene Krausensaum des Discoglossus stellt gewissermassen ein Mittelding dar zwischen den Saumbildungen, welche ich von den Spermien der Singvögel[2]), der Coleopteren[3]) und der Urodelen[4]) beschrieben habe. Bei den Singvögeln ist ein einfacher, nicht kontraktiler Fadensaum ohne Membran, von ausgesprochen spiraliger Anordnung an eine gerade Hauptfaser vorhanden. Bei den Coleopteren findet sich ein kontraktiler, ganz aus parallel nebeneinander liegenden Fasern bestehenden Krausensaum ohne Membran, der an einer geraden Stützfaser einseitig angeheftet ist. Die Urodelen (auch Alytes und Bufo) besitzen dagegen einen gleichfalls einseitig an einer geraden Hauptfaser sitzenden, gefalteten, undulierenden Saum, welcher aus einer Membran und einer Randfaser besteht.

Denkt man sich nun, dass die bei den Urodelen gerade Hauptfaser mit ihrem einseitig angehefteten Saume zu schmalen Spiralen um ihre Längsachse gedreht wird, so wird auch der Saum eine spiralige Anheftung erhalten müssen. Vielleicht leitet sich die kompliziertere Anordnung bei Discoglossus in dieser Weise von den einfacheren und auch wohl ursprünglicheren Verhältnissen bei Bufo, Alytes und den Urodelen her. Die spiralige Drehung der Hauptfaser bei Discoglossus würde danach schon an sich eine gleichfalls spiralige Anheftung des Saumes bedingen.

---

[1]) Dieses Archiv, Bd. 36, 1890.

[2]) E. Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktilen Elemente. Teil I. Die Spermatozoen der Vögel. Dieses Archiv Bd. 32, 1888.

[3]) Derselbe, Dasselbe, Teil II. Die Spermatozoen der Insekten. Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Band L, 1890.

[4]) Dieses Archiv, Bd. 36, 1890.

Vorn in der Nähe des Kopfes ist der Spiralsaum des Discoglossus am niedrigsten und auch am wenigsten gefaltet. Er reicht hier bis an das noch zu beschreibende Verbindungsstück, geht aber nicht auf das letztere über. (Fig. 18—21.) Von da ab zeigt der Saum bis gegen das hintere Geisselende hin ziemlich die gleiche, oben beschriebene Ausbildung. (Vgl. Fig. 2—6.) Gegen die hintere Spitze hin verschmälert er sich wieder. Fig. 9 und 10 illustrieren das Hinterende der Geissel. Fig. 9 ist nach einem durch Osmiumsäuredämpfe fixierten, mit Gentianaviolett gefärbten Präparat bei etwas schwächerer Vergrösserung, als die übrigen Figuren, gezeichnet. Fig. 10 stammt aus einem Macerationspräparat. Man sieht, dass die äusserste, kurze, feine Spitze frei von dem Saume bleibt. Vor ihr vereinigen sich die beiden dünner gewordenen Fasern, die Haupt- und Randfaser, lassen sich von hier ab nach hinten nicht mehr von einander trennen und bilden gemeinschaftlich die Endspitze. Ein eigentliches Endstück oder ähnliche Differenzierungen, wie ich sie bei den Urodelen, z. B. bei dem Axolotl, auch an der Hauptfaser nachgewiesen habe[1], kommen hier nicht zur Beobachtung. Am hinteren Ende werden übrigens die Spiraltouren des Saumes etwas länger, sodass sich hier der Saum, besonders wenn die Stelle etwas umgebogen ist, auf eine etwas grössere Strecke, als sonst, einseitig neben die Hauptfaser der Glasfläche anlagern kann. (Fig. 10.) Dadurch werden die Bilder den bei den Urodelen erhaltenen Befunden noch ähnlicher.

Durch Maceration gelang es mir nun, etwas tiefer in die Struktur der Geissel einzudringen. Maceriert man das frische Sperma unter dem Deckglas in Kochsalzlösung, so zerfällt die Randfaser sehr leicht in zwei Teilfäden, einen äusseren und einen inneren (Fig. 7 und 8). Der äussere ($Rf._1$) ist entsprechend den krausenförmigen Umbiegungen des Saumes häufig mehr hin und her gebogen, als der andere, er ist wohl etwas länger. Der innere Faden ($Rf._2$ in Fig. 7) bleibt gewöhnlich, solange die zarte Zwischenmembran (M.) noch erhalten ist, in Verbindung mit dieser, sodass man Bilder wie in Fig. 7 erhält. Hat sich die Membran aufgelöst, so erscheinen die beiden Fäden isoliert (Fig. 8). Aber auch in völlig isoliertem Zustande bewahrt die Randfaser, sei sie nun

[1]) Dieses Archiv Bd. 36, 1890, Tafel XII.

in ihre beiden Komponenten zerfällt (Fig. 8) oder nicht (Fig. 4), ihre spiralige Umwickelung um die spiralige Hauptfaser.

Die beiden Fäden setzen die Randfaser von dem vorderen bis zum hintersten Geisselende zusammen, wie Fig. 11, das isolierte Vorderende der Geissel, und Fig. 10, ihr hinterstes Ende, demonstrieren: in beiden ist die Randfaser bis zuletzt in die beiden Fäden zerlegt.

Sehr wahrscheinlich bestehen die beiden Fäden weiterhin noch aus feinsten Elementarfibrillen, wie ich sie in dem Randfaden der Urodelen[1]) nachgewiesen habe. Bei Discoglossus habe ich aber daraufhin keine näheren Untersuchungen angestellt, das Hodenmaterial war aus den oben angegebenen Gründen auch nicht recht dazu geeignet.

An den dickeren Hauptfasern konnte ich niemals eine Andeutung, welche auf eine weitere, fädige Struktur schliessen liesse, entdecken; sie widerstehen der Maceration und Fäulnis am längsten.

Nun erübrigt noch die Besprechung des Verbindungsstückes und der Befestigung der Geissel am Kopf.

Als Verbindungsstück (V. der Figuren) muss ich bei Discoglossus einen kleinen, ganz unbedeutenden Körper von nur 0,0018—0,0027 mm Länge ansprechen, welcher sich dicht hinter dem Kopf vorfindet und der Hauptfaser der Geissel fest anliegt, also von ihr durchsetzt wird. Der Körper ist so unscheinbar, dass er am frischen Objekt wohl leicht übersehen werden kann, wenn er auch etwas dunkler erscheint und eine ganz leichte Verdickung dieser Gegend unmittelbar hinter dem Kopfe verursacht. Nach Fixierung durch Osmiumsäuredämpfe und Färbung mit Gentianaviolett tingiert er sich intensiv und tritt sehr deutlich hervor, besonders wenn die Färbung des Spermiums nach einigem Liegen des feuchten Präparates unter dem Deckglase etwas abgeblasst ist, (Fig. 15, 18—21). Vom Kopfe wird er nur durch einen ganz minimalen, oft, besonders am frischen Präparat, undeutlichen Zwischenraum, wenigstens scheint es ein solcher zu sein, getrennt, in dessen Grunde wir die Hauptfaser antreffen werden. Bei flüchtigem Hinsehen kann dieser Körper als kleine Kugel imponieren, er sieht fast wie ein rundes Tröpfchen aus.

---

[1]) Dieses Archiv Bd. 36, 1890, Tafel XII.

Bei näherer Untersuchung erkennt man aber eine besondere Form und Anheftung. Vorn erscheint er mehr kugelförmig abgerundet, nach hinten verjüngt er sich. Dabei ist er exzentrisch oder asymmetrisch derart angeheftet, dass seine Hauptmasse an der einen Seite der Hauptfaser liegt, während er sich auf die andere Seite der Hauptfaser nur wenig erstreckt, sie wohl gar zum grössten Teil freilässt. Hierdurch erhält auch das Verbindungsstück, trotz seiner Kleinheit und Kürze, eine leichte Spiralform. Alles am Discoglossus-Spermium ist also spiralig! Je nach der Lage der Geissel muss demnach das Verdindungsstück unter verschiedenem Bilde erscheinen, wie am besten die Figuren 15, 16, 18—21 demonstrieren. Liegt die Geissel im Präparate z. B. so, dass die Hauptmasse des Körpers nach unten gerichtet ist, so werden neben der Hauptfaser bei mittlerer Einstellung zwei dunkle, gewöhnlich in ein wenig differenter Höhe befindliche Körper sichtbar, sodass zwei Verbindungsstücke, etwa von der Form zweier Centralkörper, vorgetäuscht werden können. (Fig. 16, 19, 21 b und c). Es ist aber nur ein Körper vorhanden, einen Zerfall des Verbindungsstückes in zwei habe ich niemals beobachtet, obwohl der Körper auch in den Macerationen studiert wurde. In letzteren verkleinert er sich, bleibt aber noch lange nachweisbar, bis er schliesslich aufgelöst zu werden scheint. (Fig. 11.) Dass der Saum mit seiner Randfaser nicht auf das Verbindungsstück übertritt, wurde oben schon erwähnt.

Das ganze Verbindungsstück des Discoglossus erinnert mich noch am meisten an das ähnlich geformte und ähnlich angeheftete Verbindungsstück, welches ich an den Samenkörpern der Singvögel[1]) beschrieben habe, nur geht es bei den letzteren mehr kontinuierlich und direkt in die Spiralfaser über.

Ob dieses eigenartige Verbindungsstück bei Discoglossus einen modifizierten, grossen Centralkörper darstellt, woran man denken könnte, muss die Untersuchung der Spermatogenese dieses Batrachiers ergeben.

In den Macerationen löst sich der Kopf leicht von der Geissel ab; nach 3- 4-tägiger Maceration in Kochsalzlösung pflegt er sich nach voraufgegangener Quellung ganz aufgelöst zu haben. Alsdann erscheint an der isolierten, resistenteren

[1]) Dieses Archiv Bd. 32, 1888, Tafel XIV, XV und XVII.

Geissel vor dem Verbindungsstück eine kurze, ein wenig zugeschärfte, zapfenartige Spitze, welche eine direkte Fortsetzung der Hauptfaser darstellt und das der letzteren angeheftete Verbindungsstück nur wenig überragt. (Fig. 11, 21 a—c). Ich betone, dass dieser Spitze irgend eine Andeutung eines Endknopfes oder einer sonstigen centralkörperähnlichen Bildung — merkwürdig genug — vollständig fehlt.

Diese Spitze vermittelt nun die Verbindung der Geissel mit dem Kopfe und stellt eine förmliche Verfalzung der beiden Teile miteinander her, indem sie sich in eine entsprechende Höhlung am hinteren Ende des Kopfes wie ein Zapfen hineinlegt und hier jedenfalls durch irgend eine Kittmasse befestigt wird. Ich habe diese Höhlung an isolierten Köpfen direkt gesehen; das hintere Kopfende erschien geradezu hülsenartig mit einem centralen, hellen Raume, entsprechend der Ausdehnung des Geisselzapfens. An dem intakten Spermium gelingt es, den letzteren in seiner Lage im Kopfe zu erkennen. Schon an dem ungefärbten oder nur schwach gefärbten Samenkörper gibt sich die Geisselspitze bei mittlerer Einstellung als heller Streifen im hinteren Kopfende kund (Fig. 20). Weit deutlicher wird sie nach Färbung, wenn entweder die Hauptfaser der Geissel abblasst, während der Kopf noch intensiv gefärbt bleibt (Fig. 16), oder umgekehrt das Kopfende abblasst und die Hauptfaser ihre Färbung stärker zurückhält. (Fig. 18) Im ersteren Falle markiert sich ein heller, im letzteren Falle ein dunkler Zapfen im Kopf von derselben Form und Grösse wie an der isolierten Geissel. (Vgl. Fig. 16 und 18 mit Fig. 21 a—c.)

An die oben mitgeteilten Befunde knüpft sich eine Reihe interessanter und wichtiger Fragen.

Da ist zunächst der ganz ausgesprochen spiralige Bau des Discoglossus-Spermiums hervorzuheben. Kopf und Geissel sind mit allen ihren Teilen in äusserst zahlreiche Schraubenwindungen gedreht, es findet sich kein Teil des Samenkörpers, welcher frei davon geblieben ist. Nun hat das Prinzip der Schraube im Bau der Spermien ja sehr häufig und auch ausgiebig Anwendung gefunden, weil die Schraubenbewegung geeignet ist, einen Körper durch ein festeres, ihn umgebendes Medium hindurchzutreiben. Man denke z. B. an die Samenkörper der Singvögel und den

Plagiostomen. Mir sind aber bis jetzt keine Spermien bekannt geworden, an denen das Prinzip der Schraube so auffällig konsequent auf alle Bestandteile ausgedehnt ist: die Discoglossus-Spermien sind die reinen „Über“-bohrer.

Leider ist es mir nicht geglückt, festzustellen, wie sich diese Spermien bewegen. Obwohl ich das dem Hoden des frisch getöteten Tieres entnommene Sperma mit Brunnenwasser, physiologischer Kochsalzlösung von verschiedenem Salzgehalt, ferner mit Humor aqueus und dem Blute des Tieres selbst verdünnte, wollte es mir nicht gelingen, die Bewegung des Körpers resp. seines Spiralsaumes anzufachen, auch dann nicht, wenn ich das Präparat vorsichtig erwärmte. Diese Frage muss also noch offen bleiben.

Ich denke mir, dass sich die Discoglossus-Spermien geradlinig ausgestreckt unter Rotation um ihre Längsachse spiralig fortschrauben, wobei der in seiner Randfaser wohl sicher kontraktile Spiralsaum der Geissel den Motor abgibt, während die Hauptfaser der Geissel bewegungslos bleibt. Auch an den Spermien der Urodelen ist ja die Hauptfaser starr, während nur die fibrilläre Randfaser des einseitig angehefteten „undulierenden Saumes“, wie ich[1]) nachgewiesen habe, sich bewegt und das zu einer flachen Spirale gebogene Spermium vorwärts treibt.

Wenn man sich diese höchst eigenartige Bewegungsmaschine des Discoglossus-Spermiums in die Verhältnisse der menschlichen Instrumententechnik übersetzt und etwa als langen, feinen mit Vorbohrer versehenen Spiraldraht nachbildet, so würde ein moderner Techniker dies Instrument wahrscheinlich für unpraktisch erklären und den Kopf dazu schütteln. Und doch muss man annehmen, dass auch das Discoglossus-Spermium seiner Bestimmung durchaus zweckmässig angepasst ist, und seine Form mechanisch bedingt wird. Freilich fehlt uns vor der Hand noch vollständig die Erklärung dafür, warum gerade bei diesem Batrachier eine so extreme Bohrmaschine zur Ausbildung gekommen ist.

Damit berühre ich einen wunden Punkt der spermatologischen Forschung; denn es ist bis jetzt noch für keine einzige Spermienart nachgewiesen, dass ihre besondere Form durch die besonderen Verhältnisse, unter welchen der betreffende Samen-

---

[1]) Arch. f. mikroskop. Anatomie Bd. 36, 1890.

körper an und in das zu befruchtende Ei gelangt, mechanisch bedingt wird. Dieser Mangel ist um so mehr zu bedauern, als an den oft zu komplizierten Perforationsinstrumenten umgemodelten Samenzellen nicht selten eine wunderbare Feintechnik zur Geltung kommt, für deren Ursache und Bedeutung uns das Verständnis noch abgeht. Dass eine Abhängigkeit der Spermienformen von besonderen mechanischen Momenten besteht, darauf deutet die Mannigfaltigkeit der Spermienformen und ihrer Bewegungsarten wohl hin. Vererbungsgesetze spielen dabei jedenfalls wohl mit. Als formbestimmende Momente kämen, von chemischen Reizwirkungen abgesehen, die besonderen Begattungsverhältnisse, das Medium, in welchem sich die Spermien bewegen, und der Weg, den sie zurückzulegen haben, um zum Ei zu gelangen, und schliesslich die Widerstände in Betracht, welche sie bei ihrem Eindringen ins Ei finden. Hier liegt noch ein weites Feld der Forschung frei.

Ich nehme absichtlich an dieser Stelle zu diesem Hinweise Veranlassung, weil vielleicht gerade die Spermien der anuren Amphibien ein günstiges Studienobjekt zur Lösung dieser Fragen abgeben. Denn bei keiner anderen Tiergruppe kommt eine solche auffällige Mannigfaltigkeit der Spermien zur Beobachtung, wie gerade hier. Auffällige Differenzen im Bau und Bewegungsmodus der Samenkörper werden auch in anderen Tierordnungen bei verwandten Gattungen gelegentlich gefunden. Ich erinnere z. B. an die Verschiedenheiten, welche ich unter den Insekten bei den einander nahe stehenden Gattungen Copris und Geotrypes feststellte.[1]). Bei den anuren Amphibien differieren aber, soweit bis jetzt bekannt, die Spermienformen fast in jeder Gattung. Man denke an die merkwürdigen Spermien bei Bombinator, an die mit einseitig angehefteter, undulierender Membran versehenen Körper von Bufo und Alytes, an die einfacher gebauten Typen von Rana und Hyla und an die eigenartigen Bildungen bei Pelobates[2])! Den Spermien des letzteren stehen mit Hinsicht auf deren spiralig gedrehten, wenn auch weit kleineren Kopf die Samenkörper des Discoglossus noch am nächsten, im Bau ihrer Geissel weichen aber beide sehr von einander ab.

Es wäre nun eine höchst interessante Aufgabe, nachzuspüren, ob diese so ganz merkwürdigen Formdifferenzen etwa

[1]) Vgl. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. Bd. 50. 1890, pag. 372.

[2]) Vgl. dieses Archiv Bd. 36, 1890.

durch besondere Verhältnisse bei der Begattung und Befruchtung und wenn auch noch so geringe Differenzen im Bau der Eier und ihrer Hüllen bei den einzelnen Gattungen bedingt werden. Von vornherein sollte man das allerdings so ohne weiteres nicht annehmen. Denn die Begattungs- und Befruchtungsverhältnisse sind bei den genannten Amphibien ziemlich gleich und anscheinend die denkbar einfachsten.

Die Begattung findet bekanntlich bei allen genannten Gattungen im Wasser statt. Das vom Männchen umklammerte Weibchen legt die Eier ab, wobei gleichzeitig das Männchen das sich mit dem Wasser der Umgebung verdünnende Sperma darüber ergiesst. Der Modus ist ebenso einfach, wie bei den meisten Knochenfischen, bei welchen aber eine grosse Gleichförmigkeit der Spermienformen, soweit bis jetzt bekannt, vorherrscht, eine Gleichförmigkeit, welche sich auch auf die Spermien derjenigen Teleostier, z. B. Zoarces, erstreckt, welche eine innere Begattung und innere Befruchtung aufweisen[1]. Durch den Vergleich mit den Teleostiern erscheint die Mannigfaltigkeit der Formen bei den anuren Amphibien um so sonderbarer.

Ebenso geben die mit den aufquellenden Gallerthüllen versehenen Eier der genannten Amphibien so ohne weiteres nicht den geringsten Anhaltspunkt zur Erklärung der Formdifferenzen der Spermien. Auch die fast reifen Eier, welche ich in meinen Discoglossus-Weibchen vorfand, zeigten mir bei Lupenvergrösserung nichts besonderes, wodurch die Besonderheit der Spermien in Grösse und Form ihre Erklärung finden könnte. Hierüber können nur bis in alle Einzelheiten gehende, sorgfältigste mikroskopische Untersuchungen der Amphibieneier mit ihren Hüllen von den hervorgehobenen Gesichtspunkten aus Aufschluss geben. Es wäre zu wünschen, dass solche Untersuchungen bald angestellt würden. —

Schliesslich kann ich den Forschern, welche Gelegenheit haben, ganz frisch gefangene, brünstige Discoglossen an Ort und Stelle ihres Vorkommens zu erhalten, nicht dringend genug das Studium der Spermatogenese und der intraovalen Befruchtungserscheinungen bei diesem Tier empfehlen. Hierdurch würden wir erst über die Entstehung und die Bedeutung der einzelnen Teile der merkwürdigen Discoglossus-Spermien Aufklärung erhalten.

[1]) Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. 36, 1890.

Erklärung der Figuren auf Tafel XVI.

Vorbemerkung.

Die Fig. 2—21, mit Ausnahme der Fig. 9, wurden nach Zeiss Oelimmersion Apochr. 1.5 mm, Apert. 1,30 Compensationsocular N. 12 in ziemlich gleichem Grössenverhältnis gezeichnet; Fig. 9 ist nach der Oelimmersion $^{1}/_{24}$ Oc. 3 von Winkel ein wenig kleiner gezeichnet. In allen Figuren bedeuten: K. = Kopf; G. = Geissel; V. = Verbindungsstück; Spst. = Spitzenstück des Kopfes; Vst. = Vorderstück des Kopfes; Hst. = Chromatinhaltiges Hinterstück des Kopfes; Hf. = Hauptfaden der Geissel; Rf. = Randfaden der Geissel; M. = Zwischenmembran der Geissel zwischen ihrer Haupt- und Randfaser.

Fig. 1. Ganzes Spermium von Discoglossus pictus Otth., durch Osmiumsäuredämpfe fixiert und schwach mit Gentianaviolett gefärbt, aus dem Hoden des Tieres. Das Grössenverhältnis dieser Zeichnung zum Präparat wurde $^{1}/_{2}$ so gross genommen, als in den Zeichnungen von Spermien anderer Amphibien auf Tafel XI und XII meiner früheren Arbeit (Archiv f. mikroskopische Anatomie Bd. 36, 1890), d. h. es wurde ein jeder Teilstrich des Mikrometer-Okulars N. 2 von Winkel, mit welchem die Objekte bei Winkels homogener Immersion $^{1}/_{24}$ mit ausgezogenem Tubus gemessen wurden und bei welchem dann jeder Teilstrich = 0,0009 mm wirklicher Objektgrösse ist, in der Zeichnung, statt, = 1 Millimeter, = $^{1}/_{2}$ Millimeter gesetzt; die Länge des in Windungen zusammengelegten Spermiumfadens der Zeichnung beträgt dann 1,25 Meter. Das Spitzenstück des Kopfes (Spst.) lässt sich bei dieser Vergrösserung nicht von dem Vorbohrer des Vorderstückes (Vst.) des Kopfes abgrenzen.

Um eine Vorstellung von der enormen Grösse des Discoglossus-Spermiums zu geben, habe ich bei ungefähr gleicher Vergrösserung wie Fig. 1 die Längenmasse zweier dem Discoglossus verwandter Batrachier und zwar der Rana esculenta (Fig. 1a) und Bufo calamita (Fig. 1b), und auch des Menschen (Fig. 1c) links neben Fig. 1 angegeben.

Fig. 2. Ein Stück aus der Mitte der Geissel zur Demonstration der Spiralwindungen und Faltungen des Saumes; a bei oberflächlicher, b dasselbe Stück bei tiefer Einstellung; in b ist die Hauptfaser oberhalb der dunklen, schräg gerichteten Saumteile liegend zu denken. Osmiumsäuredämpfe, Kochsalzlösung.

Fig. 3. Ein Stück aus dem mittleren Abschnitt der Geissel. Physiologische Kochsalzlösung, Gentianaviolett. Man sieht die spiralig gebogene Hauptfaser und den an ihr in Spiralen verlaufenden Saum; an letzterem die schwach gefärbte Zwischenmembran und die gefaltete Randfaser.

Fig. 4. Ein Stück aus dem mittleren Abschnitt der Geissel. Aus einem mit Gentianaviolett tingierten Deckglastrockenpräparat von nicht fixiertem, mit 0,75 %iger Kochsalzlösung diluiertem Material. Nur Hauptfaser (Hf.) und Randfaser (Rf.) sichtbar, die Zwischenmembran nicht

sichtbar, zum grössten Teil wohl aufgelöst. Die Randfaser hat sich ein wenig von der Hauptfaser entfernt. Einer Spiralwindung der Hauptfaser entpricht gewöhnlich eine Spiraltour der Randfaser.

Fig. 5. Ein Stück aus dem mittleren Abschnitt der Geissel. Osmiumsäuredämpfe, Gentianaviolett, Deckglastrockenpräparat. Faltungen des Saumes etwas unregelmässig. Zwischenmembran schwach gefärbt.

Fig. 6. Wie vorige Figur, aber nicht fixiert. Die Fältelungen des Saumes haben sich ausgeglichen.

Fig. 7. Ein Stück aus dem mittleren Teile der Geissel. Dreitägige Maceration unter dem Deckglase in 0,75 %iger Kochsalzlösung, sodann Färbung mit Gentianaviolett; die Spermien hatten sich der Deckglasfläche angelegt. Vom oberen Abschnitt der Hauptfaser (Hf.) hat sich der eingerissene Saum abgelöst, sodass die Spiralwindungen der isolierten Hauptfaser sehr deutlich sind. An dem abgelösten Teil des Saumes sieht man die dünne Zwischenmembran (M.). Im untern Teile ist der Saum noch angeheftet und lässt seinen spiraligen Verlauf an der Hauptfaser erkennen. Die Randfaser des Saumes ist fast in ganzer Ausdehnung in zwei Fasern (Rf_1, und Rf_2) zerfällt. Die äussere Teilfaser (Rf_1) ist isoliert und etwas gefaltet, die innere Teilfaser (Rf_2) haftet noch der Membran an.

Fig. 8. Ein Stück aus dem mittleren Teile der Geissel. Behandlung wie in voriger Figur. Nach Auflösung der Zwischenmembran ist die Randfaser isoliert und der ganzen Länge nach in zwei Teilfasern zerlegt. Der spiralige Verlauf der Haupt- und Randfaser sehr deutlich.

Fig. 9. Hinterstes Geisselende. Fixierung durch Osmiumsäuredämpfe, Tinktion mit Gentianaviolett, Untersuchung in physiologischer Kochsalzlösung. Ein wenig schwächer vergrössert als die übrigen Figuren. Randfaser und Hauptfaser verbinden sich hinten zu einer kurzen, feinen Spitze.

Fig. 10. Hinterstes Geisselende. 8 Tage lang unter dem Deckglase in 0,75 %iger Kochsalzlösung maceriert, sodann mit Gentianaviolett gefärbt. Randfaser und Hauptfaser verbinden sich hinten zu einer kurzen, feinen Spitze. Die isolierte Randfaser bis hinten hin in ihre beiden Teilfasern zerlegt.

Fig. 11. Vorderstes Ende der vom Kopf befreiten Geissel. Behandlung wie in voriger Figur. Das Verbindungsstück ist verschwunden. Die isolierte Randfaser ist bis vorne hin in ihre beiden Teilfasern zerfällt. Die Hauptfaser läuft in eine kurze, zapfenartige Spitze aus.

Fig. 12. Vorderstes Ende des Kopfes. Fixierung durch Osmiumsäuredämpfe, Tinktion mit Gentianaviolett. Die 2¹/₂ vordersten Spiralwindungen sind etwas breiter, als die nach hinten hin folgenden (Vgl. auch Fig. 1) und bilden den Vorbohrer. Das in eine äusserst fein ausgezogene Spitze auslaufende Spitzenstück (Spst.) lässt sich bei dieser Behandlung nicht abgrenzen.

Fig. 13 und 14. Vorderstes Ende des Kopfes. Deckglastrockenpräparat von nicht fixiertem, mit physiologischer Kochsalzlösung diluiertem Material;

Gentianaviolett. Die breiteren Windungen des Vorbohrers noch erhalten; von ihm grenzt sich das hintere, intensiver gefärbte Ende des Spitzenstückes (Spst.) deutlich ab. In Fig. 14 hat sich das Spitzenstück (Spst.) ganz abgelöst.

Fig. 15 und 16. Vorderstes Geisselende und ganzes, allein chromatinhaltiges Hinterstück (Hst.) des Kopfes, letzteres nach vorn direkt und allmählich in das Vorderstück übergehend. Osmiumsäuredämpfe, Gentianaviolett. Fig. 16 hat in gefärbtem Zustande mehrere Tage in Wasser unter dem Deckglase gelegen und ist in seiner Geisselfärbung etwas abgeblasst. In Fig. 15 ist das Verbindungsstück (V.) intensiv gefärbt, in Fig. 16 verblasst; in letzterer Figur sieht man den Zapfen der Hauptfaser der Geissel im hinteren Kopfende stecken.

Fig. 17. Ein Stück aus dem mittleren Teile des Vorderstückes des Kopfes mit seinen Spiralwindungen (vgl. Fig. 1). Osmiumdämpfe, Gentianaviolett.

Fig. 18 bis 20. Vorderste Geisselenden und hinterste Abschnitte des Kopfes. Osmiumsäuredämpfe, Gentianaviolett. Fig. 20 sogleich nach Färbung untersucht. Fig. 18 und 19 haben nach der Färbung mehrere Tage in Wasser unter dem Deckglase gelegen. In Fig. 18 ist die Färbung des Kopfes stark verblasst. In Fig. 18 und 20 sieht man den Geisselzapfen der Hauptfaser im hinteren Kopfende stecken. Das Verbindungsstück (V.) sitzt der Hauptfaser der Geissel dicht hinter dem Kopfe tropfenartig an; in Fig. 19 ist es nach unten hingewandt, so dass man den vom Verbindungsstück weniger bedeckten Faserteil sieht, und die daneben sichtbaren Teile des einfachen Verbindungsstückes zwei Verbindungsstücke vortäuschen können. Der hier vorn schmale Saum reicht nur bis an das Verbindungsstück.

Fig. 21 a—c. Vorderste Geisselenden, Kopf abgelöst. 4 Tage in 0,75 %iger Kochsalzlösung unter dem Deckglase maceriert, sodann Gentianaviolettfärbung. Verbindungsstück intensiv gefärbt, in c ebenso, wie in Fig. 19, gelagert; das Verbindungsstück wird vorne überragt von der kurzen, zapfenartigen, nach Ablösung des Kopfes jetzt isolierten Spitze der Hauptfaser der Geissel. Vgl. damit die Figuren 16, 18 und 20. Der am vorderen Geisselabschnitt schmale Saum mit seiner Randfaser erhalten.

Aus dem Anatomischen Institut in Bern.

Über kontraktile Fasern in einer Flimmerepithelart und ihre funktionelle Bedeutung.

Von
Wera Polowzow.

Hierzu Tafel XVII.

Das Bestreben, allen intracellulären Strukturen Funktionen für die Zelle selbst anzuweisen, stösst auf Schwierigkeiten und führt zuweilen zu falschen und unbeweisbaren Hypothesen. Zu diesen, einer exakten Interprätation sich nicht fügenden Strukturen gehören vor allem die in den Zylinderepithelien so weit verbreiteten längsfaserigen Bildungen, welche in allen Ausbildungsgraden in den Zellen auftreten, bald als mehr oder weniger deutlich angedeutete Längsstreifung des Protoplasma, bald als vollständig scharf individualisierte als paraplasmatisch aufgefasste derbe Fibrillen, welche namentlich in den Epithelien der niederen Tiere vertreten sind. Zu den letzteren gehören vor allem die Faserkegel und andere ähnliche Bildungen in den Flimmerzellen. Es wurde schon von Engelmann (Pflügers Archiv, Bd. 23) hervorgehoben, dass diese Strukturen in keinerlei Beziehungen zur Flimmerbewegung gesetzt werden können, da vom Fibrillenconus abgetrennte Flimmerhaare weiter schlagen. In der neueren Zeit begegnen wir der Tendenz dieselben für nervöse Elemente zu halten [Apathy[1]) und Metalnikoff[2])]. Wir können also konstatieren, das bis jetzt keine Einigkeit in den Meinungen verschiedener Autoren über die morphologische Natur dieser Elemente existiert. Auch die funktionelle Bedeutung dieser faserigen Differenzierungen bleibt noch ein Rätsel.

Bei einem Repräsentanten der Flimmerepithelien stiessen wir jedoch auf Verhältnisse, welche uns die Überzeugung gaben, dass der Grund für die Anwesenheit und das Funktionieren dieser Elemente nicht in den Zellen selbst, sondern in einem benachbarten Organe zu suchen ist. Es handelt sich um das Epithel der dorsalen Pharynxtasche des Regenwurms (Lumbricus).

---

[1]) Apathy: Mitteilung aus der zoologischen Station, Neapel, Bd. XII, 1897.
[2]) Metalnikoff: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 1899.

Dieselbe findet sich am vorderen Körperende, in der Nähe des Prostomium, entsprechend dem zweiten bis vierten Körpersegment. Sie stellt eine dorsalwärts gerichtete Ausbuchtung des Pharynx dar (Fig. 1 u. 2) und ist wie dieser mit Flimmerepithel ausgekleidet. Der mächtige Muskelwulst, welcher die genannte Tasche dorsalwärts abschliesst, besteht aus Muskelfasern, deren Anordnung auf den ersten Blick ganz regellos erscheint, in deren Verlauf man aber bei der näheren Betrachtung vorwiegend zwei Hauptrichtungen unterscheiden kann: ein Teil der Muskelfasern verläuft parallel der Epitheloberfläche, ein anderer senkrecht zu derselben, wobei ein kompliziertes Gitterwerk im Raume entsteht. An der Peripherie des Muskelwulstes finden sich in einer breiten Schicht zahlreiche Drüsen, die den Charakter reiner Schleimdrüsen tragen. Der von ihnen ausgeschiedene Schleim sammelt sich in den Drüsengängen, deren enges Lumen mit plattem Epithel ausgekleidet ist. Dieselben durchsetzen einen Teil der Muskelschicht und gesellen sich zu den hier verlaufenden mächtigen Nervenstämmen. Letztere stellen dicke Stränge dar, in denen man helle, homogene, für Farbstoffe unempfängliche Scheiden mit darin eingebetteten, zahlreichen Axenzylindern unterscheiden kann, die hier in Form feiner, geschlängelter, sich mit Eisenhämatoxylin dunkel färbender Fäserchen auftreten. In einiger Entfernung vom Epithel treten diese Nerven mit den inzwischen ihnen hinzugesellten, aus den oben erwähnten Schleimgängen stammenden fadenförmigen Schleimströmen in eine röhrenförmige Fortsetzung der Basalmembran ein, welche dieselben in Form einer dünnen, sich mit Rubinrot färbenden, homogenen Membran umgibt. Von aussen legen sich längs verlaufende Muskelfasern derselben an und bilden eine Art Scheide um die Nervenstämme herum. (Fig. 11). Diese, mit den Schleimströmen verlaufenden Nerven durchsetzen die Basalmembran des Epithels und die Schleimströme ergiessen ihren Inhalt zwischen die Zellen desselben (Fig. 4). Die weitere Beförderung und die Ausstossung des Sekrets geschieht durch einen besonderen Mechanismus, dessen Beschreibung weiter unten stattfinden wird.

Bevor wir aber zu unserem eigentlichen Thema übergehen, müssen wir noch einige Worte über das makroskopische Bild der Pharynxtasche samt ihrem Verhalten zum Pharynx vorausschicken.

Wie schon oben angedeutet, stellt die Pharynxtasche eine dorsale Ausbuchtung des vorderen Oesophagusabschnittes dar. Machen wir einen Querschnitt durch ihre Verbindungsstelle mit dem Pharynx, so zeigt er uns folgendes Bild (Fig. 1). An der ventralen Seite sehen wir das enge Pharynxlumen mit zylindrischem Epithel, welches bei jüngeren Individuen Inseln von Flimmerepithel aufweist, ausgekleidet. Dorsalwärts öffnet sich die Pharynxwand mit einer ziemlich engen Verbindungsstelle in die Pharynxtasche, deren Lumen spaltförmig erscheint und deren epitheliale Auskleidung in unregelmässige Falten gelegt ist. Das ganze Querschnittbild des Pharynxlumen mit dem Lumen der Tasche zusammen könnte man mit einem horizontal gelegenen H (d. h. ⌶) vergleichen (Fig. 1). Schon bei schwacher Vergrösserung bemerkt man sofort, dass derjenige Abschnitt des Epithels, welcher dem Muskelwulst direkt aufsitzt, eine vom übrigen Teil verschiedene Beschaffenheit zeigt: er ist namentlich fast doppelt so hoch und auffallend beständig in seiner Höhe, so dass seine Oberfläche sich durch ihre Regelmässigkeit auszeichnet. Die herauspräparierte und von ihrer ventralen Seite aufgeschlitzte Pharynxtasche zeigt im Ruhestadium eine (schwach) konkave Innenfläche, ähnlich derjenigen eines tiefen Tellers. (Fig. 3). Wenn man dieselbe aber mechanisch (mit einer Pincette) oder elektrisch reizt, wechselt sie infolge Kontraktion des Muskelwulstes ihre Gestalt und wird entweder plan oder sogar konvex; ersteres ist vorwiegend der Fall. Dagegen bleibt dieser Gestaltwechsel vollkommen aus, wenn wir das Tier im Stadium tiefster Narkose operieren: die Epithelplatte nimmt dann diejenige Konfiguration an, welche man ihr gibt, die Muskulatur bleibt ganz schlaff und weich.

Wir schalten hier einige Worte über die Technik unseres Verfahrens ein:

Der Zweck unserer Experimente war, das Epithel der Pharynxtasche des Regenwurms sowohl in der Ruhe wie bei der Reizung zu untersuchen. Um vollkommen genaue und sichere Resultate zu erhalten, war es sehr wichtig, beide Stadien bei einem und demselben Individuum zu vergleichen. Unser Verfahren war dabei folgendes:

Wir narkotisierten einen grossen Regenwurm in 50 prozent. Alkoholdämpfen bis zur vollkommenen Erschlaffung und Reaktions-

losigkeit, machten ihm dann auf dem Rücken einen ca. 6—10 mm langen Hautschnitt, entsprechend den ersten 4-5 Körpersegmenten, präparierten von einer Seite (z. B. rechts) die Haut ab, indem wir die hier zahlreich vorhandenen Muskelsepta mit einer Nadel losrissen, und legten den oben genannten Muskelwulst frei. Dann machten wir zwei kleine Schnitte nach vorn und nach hinten vom Muskelwulst, um die betreffende Hälfte der Pharynxtasche vom Prostomium und vom übrigen Oesophagus zu trennen, führten die Spitze einer feinen Scheere durch die vordere Öffnung, evtl. durch das Prostomium in die Pharynxhöhle ein und schlitzten den Muskelwulst von innen nach aussen in der Mitte auf. Die vorher freigelegte Hälfte wurde schnell herauspräpariert und sofort in Carnoy'scher Lösung[1]) fixiert. Auf diese Weise gelang es uns, die andere Hälfte der Epithelplatte in ihrem natürlichen Zusammenhang mit der Haut, dem Pharynx, den Gefässen etc. zu erhalten. Die Wunde wurde sofort sorgfältig zugenäht und der Wurm in feuchte Erde gelegt, wo er sich nach 1—2 Stunden vollkommen erholte. Wir entfernten nun die Nähte, eröffneten wieder die Wunde, dieses Mal ohne Narkose, schnitten unter lebhaften Kontraktionen der gesamten Muskulatur des Tieres die übrige Hälfte des Muskelwulstes heraus und fixierten sie ebenfalls in Carnoy'scher Lösung.

Auf diese Weise erhielten wir in den Sommermonaten ausgezeichnete Resultate. In den Wintermonaten dagegen, wo die Regenwürmer träge sind, wurden wir genötigt, unser Verfahren in der Weise zu modifizieren, dass wir den Regenwurm zuerst im gereizten Zustand, d. h. ohne Narkose operierten und ihn erst nachher narkotisierten, um das Ruhestadium zu erhalten. Die Resultate waren genau die gleichen.

Die so erhaltenen Präparate wurden 4—4½ Stunden in der genannten Lösung fixiert, kamen dann auf 20—24 Stunden in absoluten Alkohol und wurden nach den gebräuchlichen Regeln in Paraffin eingebettet.

Die mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnitte zeigten schon bei mittlerer Vergrösserung, besonders aber bei Untersuchung mit Ölimmersion auffallende Verschiedenheiten im Verhalten des Epithels im Ruhe- und Reizstadium. Wie wir gleich sehen werden,

[1]) Alkohol absol. 6 T., Chloroform 3 T., Essigsäure 1 T.

beruhen dieselben auf einem funktionellen Zusammenhang zwischen der Form des auf dem Muskelwulst sitzenden Flimmerepithels und dem Vorgang der Schleimausstossung in das Pharynxinnere.

Bevor wir aber zur näheren Darstellung unserer Resultate übergehen, wollen wir der Klarheit halber eine gesonderte Beschreibung des Ruhe- und Reizstadiums vorausschicken.

Im Ruhestadium begegnen wir folgenden Verhältnissen:

Wie wir schon früher angedeutet haben, zeichnet sich das uns interessierende Epithel sowohl durch seine Lage, wie durch seine Beschaffenheit aus.

Im Gegensatz zum übrigen Pharynxepithel, welches eine bindegewebige Unterlage hat, sitzt dieses der annähernd ebenen Oberfläche der Muskulatur des Pharynxwulstes unmittelbar auf, wodurch sein regelmässiger Verlauf bedingt wird. Es besteht aus ausserordentlich hohen, schlanken zylindrischen Zellen, welche diejenigen des Prostomiumepithels an Höhe fast um das doppelte überragen (Fig. 4); sie sind sehr schmal und so dicht an einander gelagert, dass man in ihren mittleren Partien keine deutlichen Zellgrenzen nachzuweisen vermag. An ihrer Oberfläche tragen sie einen dichten Flimmerbesatz, der durch eine doppelte Reihe von Basalkörperchen vom übrigen Zelleib abgegrenzt ist; die Zellgrenzen sind hier durch schwache Einkerbungen der Oberfläche angedeutet. Im Gegensatz zu den übrigen Epithelien besitzen diese Zellen keine Schlussleisten, was schon an den Längsschnitten zu sehen ist, und mit besonderer Deutlichkeit an den Querschnittbildern hervortritt. Der basale Zellabschnitt verschmälert sich beträchtlich und läuft in einen schlanken Fuss aus, mit dessen Hilfe die Zelle sich mit der homogenen Basalmembran verbindet. Eine ausführlichere Besprechung dieser Verbindung wird weiter unten stattfinden. Zwischen den Zellfüssen sehen wir helle kanalartige Räume, welche jedenfalls als Lymphbahnen aufzufassen sind, in denen flüssige Nährstoffe zirkulieren. (Vgl. Schneider: Vergleichende Histologie.). In ihren oberen Partien erscheinen die Zellen durch helle sich mit Eisenhämatoxylin nicht färbende Massen komprimiert, welche bei Nachfärbung mit Mucikarmin oder Delafields Hämatoxylin als aus reinem Schleim bestehend sich erweisen. Dieser aus den Drüsengängen zufliessende Schleim sammelt sich in keulenförmigen Klumpen zwischen den Zellen und bewirkt die Kompression ihrer

oberen Partien. Diese Schleimkeulen liegen mit ihrer Hauptmasse in einiger Entfernung von der Zelloberfläche und senden gegen dieselbe nur stäbchenförmige Fortsätze, so dass die obersten Zellpartien nicht mehr komprimiert, eher pavillonartig verbreitert erscheinen (Fig. 4). Letzteres lässt sich dadurch erklären, dass der Zelleib dem von den Seiten einwirkenden Druck auszuweichen sucht und sich infolge dessen nach der freien Oberfläche zu vorwölbt: es entsteht dadurch eine Art Ventilverschluss. Nach unten zu verschmälern sich die Schleimkeulen, werden fadenfömig und verschwinden zwischen den Zellen. An günstigen Schnitten gelang es uns jedoch ihren Zusammenhang mit dem von unten her zufliessenden Schleim festzustellen.

Die im basalen Abschnitt der Zellen gelagerten Kerne sind gross, sehr scharf begrenzt, von regelmässig ovaler Form und mit einem deutlichen Kernkörperchen und zahlreichen Chromatinbrocken versehen (Fig. 4 u. 5). Es ist bemerkenswert, dass die Grösse und Gestalt der Kerne in allen Ruhepräparaten ohne Ausnahme konstant bleibt, so dass sie als für das Ruhestadium charakteristisch betrachtet werden kann.

Wenn wir die Struktur des Zelleibes selbst näher betrachten, bemerken wir sofort eine stark ausgeprägte Faserung im Zellinneren. Die scharf begrenzten, in der Längsrichtung der Zelle angeordneten Fasern erscheinen (bei der Eisenhämatoxylinfärbung) oben, in der Nähe der Zelloberfläche als feine zierliche Linien, während sie sich nach unten, d. h. basalwärts, sehr stark verdicken; der Zellleib dagegen wird nach unten proptoplasmaärmer, so dass der Zellfuss fast ausschliesslich aus Fasern zu bestehen scheint. In der Nähe der Ansatzstelle der Zellen an die Basalmembran gehen die dicht zusammengedrängten Fasern des Fusses wieder auseinander und umgreifen die an der entsprechenden Stelle gebildete papillenartige Verdickung der Basalmembran [1]).

Diese Fasern unterscheiden sich von allen anderen ähnlichen Bildungen durch ihren eigentümlich geschlängelten Verlauf. Die Schlängelung erfolgt in regelmässigen Windungen und ist derjeniger der elastischen Fasern sehr ähnlich. Dieselbe tritt ohne

[1]) Es sei besonders auf diesen Punkt aufmerksam gemacht, um jede Deutung dieser Gebilde als Nervenfasern auszuschliessen, wie es z. B. Apáthy für den Fibrillenkonus von Anodonta und Metalnikoff für denjenigen von Sipunculus getan hatten.

Ausnahme in allen Präparaten des Ruhezustandes auf. Diese Fasern können ihrem Verlauf nach mit einer Sinuskurve verglichen werden. Wie bekannt, beträgt die absolute Länge eines zwischen zwei beliebigen Ordinaten gelegenen Abschnittes einer Sinusoide $^3/_2$ der von denselben Ordinaten begrenzten Abscisse. Die Länge der gestreckten Fasern würde ca. $^3/_2$ der Zellhöhe entsprechen.

Jede Faser kann bei günstiger Schnittrichtung von der Basis der Zelle bis zu ihrer Oberfläche verfolgt werden; sie entspringt an der Basalmembran, biegt um den Kern herum, verläuft ohne sich zu spalten bis an die Zelloberfläche und endet dicht unterhalb der Basalkörperchenreihe. Trotz dieses sehr nahen Herantretens der Faser an den Flimmerapparat, besteht doch, wie wir gleich sehen werden, kein wirklicher Zusammenhang zwischen ihnen. Schon auf den Längsschnittbildern überzeugen wir uns, dass die Zahl der Fasern viel geringer ist, als diejenige der Basalkörperchen. Wenn wir aber die in verschiedenen Höhen geführten Querschnitte mit einander vergleichen, so tritt dieses Missverhältnis ganz besonders hervor. Auf einem Schnitt, welcher die Oberfläche trifft (Fig. 6), finden wir eine ganze Reihe kleiner dunkler Feldchen, durch helle Spalträume von einander getrennt; jedes Feld ist mit kleinen schwarzen Pünktchen ausgefüllt, die den Basalkörperchen entsprechen. Die an der Peripherie gelagerten Punkte erscheinen viel grösser, als die übrigen und repräsentieren, wie man sich durch verschiedene Einstellung der Mikrometerschraube überzeugen kann, Querschnitte durch die ektoplasmatischen Fasern: dieselben bleiben namentlich bei tiefer Einstellung sichtbar, während die Basalkörperchen nicht mehr zu sehen sind. In den Schnittbildern unterhalb der Basalkörperchenreihe (Fig. 7) finden wir die schwarzen punktförmigen Querschnitte nur an der Peripherie im Ektoplasma der Zellen angeordnet; das Zellinnere erscheint dagegen ganz homogen, ohne jede Andeutung einer faserigen Differenzierung. Die Anordnung der Fasern ist eine sehr konstante: sie kommen namentlich am häufigsten an der Basis der Zellbrücken vor (Fig. 8). Letztere sind besonders in der Höhe der Kerne sichtbar und stellen dünne zarte Protoplasmafädchen dar, durch welche die Zellen mit einander verbunden sind. Die Querschnitte durch den oberen Drittel der Zelle zeigen dagegen keine nachweisbaren Zellgrenzen, was

sich aus dem Umstande erklären lässt, dass die Zellen durch die sich hier befindenden keulenförmigen Schleimanhäufungen stark komprimiert sind, sodass ihre Konturen konfluieren[1]) (Fig. 7).

Ausser dieser eigentümlichen Zellen, welche das Epithel der Pharynxtasche von allen ähnlichen Gebilden auszeichnen, bietet dasselbe noch andere interessante Verhältnisse dar, welche hier ausführlicher erörtert werden sollen.

Zwischen den Zellfüssen begegnen wir den oben beschriebenen Nervenstämmen, welche auf Schnitten in Form grosser, heller Klumpen auftreten. Nach oben, d. h. gegen die freie Zelloberfläche hin, sind dieselben durch flache, tangential gestellte Zellen abgegrenzt (Fig. 9). Dieselben besitzen einen in der Längsaxe der Zelle gelegenen, lang ausgezogenen dunklen Kern und ihr Zelleib läuft in mehrere Fortsätze aus, mit denen sich die Zellen an die Basalmembran anheften. Schneider (Vergl. Hist.) bezeichnet diese Gebilde mit dem Namen „basiepitheliale Zellen."

Die angefertigten Längs- und Querschnitte durch die Epithelplatte geben uns weitere Aufklärung über den Verlauf und die Anordnung der vorher erwähnten nervösen Elemente. Diese mächtigen Nervenstämme gehen, nachdem sie die Muskulatur der Pharynxtasche durchsetzt haben, durch die Basalmembran hindurch und breiten sich oberhalb derselben zwischen den Zellfüssen in regelmässigen Maschen aus (Fig. 10), indem sie das Epithel in einzelne Zellgruppen, bestehend aus 8 bis 10 Zellen zerlegen. Daraus erklärt sich die eigentümliche Form der Nervenquerschnitte und ihre regelmässige Anordnung in unseren Präparaten. In den meisten Fällen, auf Schnitten senkrecht zur Oberfläche, wo sie quer getroffen sind, erscheinen sie als rundliche, klumpenartige Gebilde (Fig. 5 und 9); an denjenigen Stellen aber, wo der Schnitt sie in der Längsrichtung getroffen hat, treten

[1]) Bei fast allen von uns untersuchten Individuen finden sich im Flimmerepithel sehr zahlreiche Mitosen (vergl. Fig. 7 u. 5); obwohl in einigen Fällen, wie z. B. in Fig. 7 die Zugehörigkeit der mitotischen Figuren zu einer Flimmerzelle mit aller Sicherheit nachgewiesen werden kann, bleibt es bei der Kleinheit und Schmalheit der Zellen dahingestellt, ob der Flimmerapparat während der Mitose erhalten bleibt oder eingezogen wird. Es lassen sich somit auch diese Befunde nicht für die viel umstrittene Frage nach dem genetischen Zusammenhang der Basalkörper mit Zentralkörpern irgendwie verwerten.

sie in Form ziemlich breiter Bänder auf, die der Basalmembran anliegen. Man bemerkt dabei, dass die Zellfüsse dieselben keineswegs durchsetzen, sondern an den betreffenden Stellen aus einander gehen und um die Nerven herumbiegen.

Auch die Muskulatur bietet in ihren obersten Schichten einige Eigentümlichkeiten dar: hier tritt ihre gitterartige Anordnung in den Vordergrund (Fig. 11). Die in zwei Hauptrichtungen parallel der Epitheloberfläche angeordneten Muskelfasern durchkreuzen sich und bilden ein feines regelmässiges Netz, in dessen Maschen die oben beschriebenen Nervenstämme sich finden, von denen einzelne auch ihrerseits mit einer Art Muskelscheide umgeben sind.

Dank dieser Anordnung wird der in Form dünner Fäden zwischen den Nervenscheiden ziehende Schleim weiter befördert und unter die Epitheloberfläche ausgestossen, wo er sich zu grösseren Klumpen ansammelt und solange liegen bleibt, bis das Epithel seine spezifische Tätigkeit beginnt.

Von allen besprochenen Verhältnissen müssen das Vorhandensein der Faserschlängelung und die keulenförmigen Schleimansammlungen zwichen den Zellen als besonders charakteristische Merkmale des Ruhestadiums angesehen werden. (Fig. 4).

Wie schon früher angedeutet, ändert die Pharynxtasche und mit ihr auch das Epithel seine Form und Beschaffenheit unter dem Einfluss irgend eines darauf einwirkenden Reizes. Diese Gestaltveränderungen bieten dabei gewisse Verschiedenheiten je nachdem beide Elemente — Muskel und Epithel — oder nur das eine oder das andere in Mitleidenschaft gezogen werden.

Im Grossen und Ganzen können wir die Reizeffekte in drei Hauptgruppen einteilen:

In einer Gruppe von Präparaten (A) finden wir folgende Verhältnisse: die Muskulatur erscheint kontrahiert, wofür sowohl der geradlinige Verlauf des Epithels, wie auch die regelmässig tangentiale Anordnung der oberflächlichen Muskelfasern sprechen: die Basalmembran ist ebenfalls eben und zeigt keine Ausbuchtungen an den Durchtrittsstellen der Nervenfasern, wie es im Ruhestadium konstant der Fall ist. Die in Form grosser heller Klumpen auftretende Nerven, welche zweifellos halbflüssige Beschaffenheit besitzen, sind aus ihren Muskelscheiden heraus-

gepresst und wölben sich stark zwischen den Zellfüssen vor, die dadurch auseinander gedrängt werden. Der zwischen den Nervenscheiden sich befindende Schleim hat in dem Masse an Menge zugenommen, dass dieselben als ganz von Schleim verdeckt erscheinen, was sich besonders in der Nähe des Epithels geltend macht. Dies wird durch die Kontraktion der um die Nerven scheidenartig angeordneten Muskelfasern bedingt.

Was das Epithel selbst anbetrifft, so bietet es ein mit dem Ruhestadium vollkommen identisches Bild dar. Die Zellen behalten namentlich ihre Höhe und Form, die Kerne bleiben schön oval, die Fasern zeigen ausgesprochen geschlängelten Verlauf und zwischen den oberen Zellpartien finden sich die charakteristischen keulenförmigen Schleimanhäufungen.

Diese Präparate deuten auf ein eigenartiges Missverhältnis zwischen dem Zustand der Muskulatur und des ihr aufsitzenden Epithels hin und lassen auf eine gewisse funktionelle Unabhängigkeit desselben von den übrigen benachbarten Organen schliessen. Diese Resultate erhielten wir fast regelmässig in den Wintermonaten, als wir noch die erste Modifikation unseres Verfahrens benutzten, d. h. den Regenwurm zuerst narkotisierten (Ruhestadium) und denselben erst nach seiner Erholung weiter operierten um das Reizstadium zu erhalten. Es handelt sich dabei augenscheinlich um nicht genügende Erholung der träge gewordenen Regenwürmer nach der Narkose, was sich darin äussert, dass das Epithel seine Fähigkeit auf den Reiz zu reagieren noch nicht wieder erhalten hat, während die Muskulatur schon in ihren normalen Zustand zurückgekehrt ist.

Eine zweite Gruppe von Präparaten (B) zeigt uns folgendes Bild: Wie im ersteren Fall, erscheint auch hier die Muskulatur kontrahiert, die Basalmembran eben, die Drüsengänge sind mit Schleim gefüllt. Das Verhalten des Epithels selbst bietet dagegen auffallende Verschiedenheiten von den früher besprochenen Präparaten. Schon auf den ersten Blick fällt uns die Beschaffenheit der Fasern auf: dieselben verlaufen vollkommen geradlinig, ohne jede Andeutung einer Schlängelung. Die Zellen behalten dabei ihre frühere Länge[1]) und Breite, die Kern-

[1]) Diesen Punkt konnten wir dadurch feststellen, dass wir mit Hilfe eines Zeichenapparates die Zellhöhe zuerst im Ruhestadium und dann im Reizstadium bestimmten und beide erhaltenen Grössen mit einander verglichen, sie erwiesen sich einander gleich.

konturen haben sich auch nicht verändert; auch das zweite charakteristische Merkmal des Ruhestadiums, — die oben angehäuften Schleimkeulen, — fehlen hier vollkommen: von Schleim zwischen den Zellen findet man so gut wie garnichts. Die Zellen sind in ihren oberen Partien nicht mehr zusammengepresst und von annähernd zylindrischer oder prismatischer Form. Wir finden dagegen geringe Mengen Schleim an der Zelloberfläche zwischen den Flimmerhaaren, — allem Anschein nach Reste des ausgestossenen Schleims, welcher an denselben haften geblieben ist.

Diese Reihe von Präparaten stellen das physiologische Bild des Reizstadiums dar: der Reiz hat sowohl auf die Muskulatur wie auch auf das Epithel eingewirkt, und als Effekt desselben tritt die Formveränderung des Epithels und die damit verbundene Ausstossung des Schleims an die Epitheloberfläche ein.

Was endlich die dritte Modifikation (C.) des Reizzustandes anbetrifft, so finden wir dort wieder andere Verhältnisse: die Muskulatur erscheint stark kontrahiert, die Basalmembran eben: die Querschnitte der Nervenstämme sind zwischen die Zellen in die Höhe geschoben und scheinen durch die Muskelkontraktion mit grosser Gewalt herausgepresst zu sein. Die Fasern der Epithelien sind auch hier geradlinig; dabei sind aber die Zellen selbst von den Seiten stark zusammengepresst und haben infolgedessen bedeutend an Höhe zugenommen (etwa $1\frac{1}{2}$ mal grösser als normal). Auch die Kerne haben ihre Konturen geändert: sie sind fast doppelt so lang, als gewöhnlich, und so stark von den Seiten abgeplattet, dass sie sich der Stäbchenform nähern. Die Zellen sind von einander durch breite Spalten getrennt. Der Schleim fehlt vollkommen.

Aus der Betrachtung dieser drei Gruppen von Präparaten können wir folgende Schlüsse ziehen:

1. Die Muskelkontraktion allein ist für die Schleimausstossung ungenügend.

2. Die Ausstossung der keulenförmigen Schleimanhäufungen geschieht durch die Formveränderung des Epithels.

Was zunächst den ersten Satz anbetrifft, so bedarf er keiner weiteren Erläuterungen: die Präparate der Gruppe A geben uns den überzeugendsten Beweis dafür, denn wir finden dort trotz der stark kontrahierten Muskulatur ausserordentlich grosse Mengen Schleim zwischen den Epithelzellen angehäuft. Die Muskel-

kontraktion reicht nur soweit aus, um das Drüsensekret aus den Drüsengängen unter die Epitheloberfläche auszupressen; dort findet aber eine Schleimstauung statt, welche solange andauert, bis das Epithel seine Tätigkeit beginnt. Wie aus den Präparaten B ersichtlich, besteht dieselbe in einer Formveränderung der Zellen, welche durch Kontraktion der im Ektoplasma liegenden Fasern bedingt wird; die Seitenflächen der Zellen nehmen dadurch in ihren oberen, durch Schleim komprimierten Partien einen geradlinigen Verlauf an, legen sich eng an einander und pressen den Schleim ins Darmlumen aus. In diesem Vorgang der Kontraktion könnte man vielleicht zwei Momente auseinander halten: der erste Akt der Kontraktion wäre eine einfache Verstreichung der Faserschlängelung mit Erhaltung der eigentümlichen Form der Zelle; der zweite Akt würde aber in einer geradlinigen Streckung der Fasern bestehen, was zu einer Steifung des Zellleibes und seiner Umgestaltung in prismatische Form führen würde. Diese zwei Momente folgen aber in Wirklichkeit so rasch nach einander, dass es uns nicht gelang, dieselben gesondert zu beobachten; in unseren Präparaten treffen wir immer nur den zweiten Akt, d. h. wir finden die Fasern vollständig gestreckt und die Zellen zeigen prismatische Konturen.

Dieser Vorgang der Schleimausstossung muss allem Anschein nach unter physiologischen Verhältnissen stossweise erfolgen, denn die geringe Menge des in der Zeiteinheit aus den Drüsengängen zufliessenden Sekrets würde nicht ausreichen, um die bekannten mächtigen Anhäufungen zwischen den Zellen zu produzieren; es bedarf immerhin eines bestimmten Zeitraumes bis der Schleim sich zu grösseren Massen ansammelt und die Zellen ihre Tätigkeit beginnen. Die eng aneinander gelagerten oberen Partien der Zellen bieten zweifellos einen beträchtlichen Widerstand für den Schleimabfluss, welcher nur durch aktive Beteiligung der Zellen selbst, namentlich durch Streckung der Fasern überwunden werden kann. Für die stossweise Ausleerung des Schleims spricht ausserdem die durchgehende Regelmässigkeit der Schleimbildern in den Präparaten, in denen alle Zellen ohne Ausnahme das gleiche Stadium erweisen.

Was jetzt den Mechanismus dieses Vorganges anbetrifft, so können wir mit Bestimmtheit behaupten, dass die Streckung der Fasern unter normalen Verhältnissen durch eine Kontraktion

und nicht durch eine passive Dehnung derselben beim Zusammenpressen des Zelleibes bedingt wird. Als Beweis dafür dient vor allem das Fehlen jeder Andeutung irgend einer wenn auch geringen Kompression der Zellen in den betreffenden Präparaten, und zweitens, was besonders wichtig, der Umstand, dass die Zellen im Reizstadium ihre frühere Höhe behalten, die sie auch bei geschlängeltem Faserverlauf zeigten, so dass eine Dehnung oder auch nur eine Streckung ohne wesentliche Verlängerung derselben dadurch vollkommen ausgeschlossen sein muss. Denn, wie wir oben gesehen haben, beträgt die absolute Länge der gewundenen Fasern $^3/_2$ der Zellhöhe; wäre also der geradlinige Verlauf derselben eine Folge der passiven Dehnung oder einfachen Streckung, so würden dementsprechend die Zellen ihre frühere Höhe um die Hälfte überragen, was hier nicht der Fall ist. Die Abstände der Endpunkte der Fasern bleiben die gleichen, das Verstreichen der Schlängelung beruht somit auf Verkürzung der Fasern. Eine solche Annahme der Kontraktilität der in Frage stehenden ektoplasmatischen Fasern bietet an und für sich nichts unwahrscheinliches, denn wir treffen oft ähnliche Erscheinungen im Tierreiche und zwar sowohl bei niederen wie auch bei höheren Tieren. Was die ersteren anbetrifft, so finden wir ein sehr schönes Beispiel dafür bei den Ciliaten, in den von Lieberkühn (1857) entdeckten und von Engelmann (1875) zuerst näher beschriebenen Myonemen der Alveolarschicht bei Stentor Coeruleus. Über diese Fasern gibt Engelmann folgenden Bericht: Es sind „lange, platte, scheinbar zylindrische Fasern von ungefähr 0,001 mm Dicke und starkem durchaus gleichmässigem Lichtbrechungsvermögen. Auf optischen Querschnitten sieht man, namentlich bei tetanisch contrahierten Exemplaren, unmittelbar unter der Cuticula und zwar an den Stellen, die den Zwischenräumen zwischen den breiten blauen Bändern entsprechen, kleine, scharf begrenzte Kreise von etwa 0,001 mm Durchmesser, die die optischen Querschnitte der Fasern sind, die unter denselben schmalen Längsstreifen der Cuticula verlaufen. Mit den darüber stehenden Flimmerhaaren hängen sie nicht nachweisbar zusammen. (Ganz unberechtigter Weise hat Stein alle Streifen der Cuticula als Muskelfasern aufgefasst.) Man sieht nun, dass sie im Augenblick der Zuckung des Tieres bedeutend kürzer, merklich dicker und ganz gerade werden, unmittelbar

nachher aber, wenn die Wiederausdehnung anfängt, unter Verlängerung und Verschmälerung einen stark welligen Verlauf annehmen. Je weiter das Tier sich ausdehnt, desto flacher werden die Wellen. Endlich sind die Fasern wieder ganz gerade und werden nun bei fortschreitender Ausdehnung des Tieres immer dünner. Ziehen sich die Tiere nicht zuckend, sondern langsam im Laufe einiger Sekunden zusammen, dann sind, im nahezu maximal verkürzten Zustand des Tieres die Fibrillen nicht gerade, kurz und dick, sondern stark wellig gebogen und nicht merklich kürzer und dicker als im mässig ausgedehnten Zustand des Tieres. Die Wellen sind oft so steil, kurz und hoch, dass die Fasern einander seitlich berühren. Bei allmählicher Wiederausdehnung strecken sich dann die Fasern mehr und mehr. Wenn die Tiere in Folge langsamer Zusammenziehung beinahe kugelig geworden sind, können sie noch etwas weiter zusammenzucken. Dabei nun sieht man auf einmal alle Fibrillen gerade, kurz und dick werden. Es ist kein Zweifel, dass man es hier mit reizbaren, echter Zuckungen fähigen Fibrillen zu tun hat und ebenso wenig Zweifel, dass diese Fibrillen es sind, auf deren Verkürzung die Zuckungen des Leibes von Stentor beruhen. Ohne Zweifel besitzt das Protoplasma der corticalen Schicht, in welcher die Fibrillen liegen, Kontraktilität und zwar das Vermögen sich parallel den Längsstreifen der Cuticula zu verkürzen. Nur unter dieser Annahme sind die langsam verlaufenden Zusammenziehungen der Tiere erklärbar. Bei diesen krümmen sich die Muskelfibrillen wellenförmig zusammen, bleiben also erschlafft." (Th. W. Engelmann: Kontraktilität und Doppelbrechung. Pflügers Archiv, 1875.)

Wenn wir jetzt zwischen den von Engelmann angegebenen Tatsachen und den von uns beobachteten Erscheinungen einen Vergleich ziehen, so bemerken wir eine auffallende Ähnlichkeit, man könnte fast sagen Identität des Bildes: in beiden Fällen handelt es sich um Fasern ektoplasmatischer Herkunft, welche ausgesprochene Kontraktilitätserscheinungen darbieten; der Erschlaffungszustand äussert sich in beiden Fällen durch geschlängelten Verlauf derselben; sie antworten durch Kontraktion auf jeden auf sie einwirkenden Reiz, indem sie sich strecken und kürzer werden.

Die kontraktilen Fibrillen von Stentor sind ausserdem zweifellos doppelbrechend. Es gelang aber auch uns an dicken Schnitten

deutliche Doppelbrechung nachzuweisen, die sich besonders im basalen Teil der Zellen, wo die Fasern bedeutend dicker sind, geltend machte.

Wenden wir uns jetzt an die höheren Tierklassen, so begegnen wir auch dort analogen Erscheinungen und zwar in dem Vorhandensein der von M. Heidenhain beschriebenen „Grenzfibrillen" der glatten Muskelfasern. (M. Heidenhain: „Struktur der kontraktilen Materie." Ergebnisse d. Anatomie u. Entw. Bd. 10, 1900). Nach Heidenhain besitzen die glatten Muskelzellen eine dichtere periphere Grenzschicht, innerhalb deren derbe mit Eisenhämatoxylin ausgezeichnet schön färbbare kontraktile Längsfibrillen liegen, welche er deswegen als „Grenzfibrillen" bezeichnet. „Auf den Querschnittbildern erscheinen dieselben in Form in der (oder an der?) Grenzschicht gelegener schwarzer Körnchen, die beim Heben und Senken des Tubus nicht verschwinden. Sie scheinen der Regel nach etwas über die Oberfläche der Muskelzelle hervorzuspringen. Diese Grenzfibrillen sind sicherlich kontraktiler Natur, denn sie verlaufen auch an stark kontrahierten Faserzellen durchaus gerade und machen alle Fältelungen der Längsmembranellen nicht mit." Die von Heidenhain gegebenen Abbildungen der Querschnittpräparate zeigen auffallende Ähnlichkeit mit den unserigen in Bezug auf die Anordnung der Fibrillen. Wir finden an dem Querschnitt der Muskelzellen zunächst „einen feinen peripheren intensiv schwarz gefärbten Ring, der von Stelle zu Stelle mit nach aussen hervorspringenden Verdickungen versehen ist; bei weiterer Extraktion der Farbe zerfällt derselbe in eine Serie tiefschwarz gefärbter Punkte, welche den Muskelquerschnitt umsäumen. Diese schwarz gefärbten Punkte sind Querschnittbilder der Grenzfibrillen". (Fig. 19 bei IV., S. 163).

Es sei nun darauf aufmerksam gemacht, dass die Heidenhainschen Grenzfibrillen immer gerade verlaufen und nie im geschlängelten Zustand vorkommen, was scheinbar gegen die von uns angenommene Analogie derselben mit oben beschriebenen Fasern im Pharynxepithel von Lumbricus sprechen könnte. Dieser Umstand lässt sich aber aus der Betrachtung ihrer physiologischen Funktionen genügend erklären. Die Kontraktion der Grenzfibrillen der Muskelfaser hat als Zweck eine Verkürzung der Zelle; ihre Länge darf also nicht viel grösser sein als die Zelle

selbst, denn in einem solchen Fall würde ihre Kontraktion nicht ausreichen. um die Zelle zu verkürzen. Beim Mechanismus der Schleimausstossung dagegen ist eine Verkürzung der Zelle vollkommen überflüssig; es handelt sich hier nur um eine Gestaltveränderung derselben, indem sie prismatische Form annimmt. Demnach besitzen die Fasern im erschlafften Zustand grössere Länge als die Zellhöhe. was bei der relativen Unverschiebbarkeit der Endpunkte der Fibrillen durch ihren geschlängelten Verlauf zum Ausdruck kommt.

Um nicht mehr auf diesen Punkt zurückzukommen, wollen wir gleich noch einen Umstand erwähnen, nämlich das Vorkommen ähnlicher Schlängelung in den Fäden der Polstrahlung der karyokinetrischen Figur. deren Kontraktilität in vielen Fällen keinem Zweifel mehr unterliegt. Meves (Zellteilung. Ergebn. d. Anat. u. Entw. VIII B. 1898) beobachtete ausgesprochene Schlängelung derselben, welche in regelmässigen Windungen erfolgte. Auch dieses Beispiel unterstützt die Annahme. dass beide Erscheinungen, — Kontraktilität und Schlängelung, — neben einander bestehen können und dass sie keineswegs einander auszuschliessen brauchen.

Es ist damit absolut nicht gesagt, dass die Möglichkeit einer passiven Dehnung der Fasern durch Kompression der Zelle nicht zu Stande kommen kann. Ein interessantes Beispiel einer Kombination des Reizzustandes der Fasern mit einer derartigen Dehnung bietet uns die Gruppe C der gereizten Präparate. Die Fasern sind hier gestreckt, die Zellen von den Seiten zusammengepresst. die Kerne stark abgeplattet und in die Länge gezogen. der Zelleib hat an Höhe ungefähr um die Hälfte zugenommen. (Fig. 9); zwischen den Zellen helle Lücken sichtbar, vermutlich durch forcierte Schleimausstossung entstanden. Alle diese Merkmale deuten auf eine stattgefundene Kompression der Zellen. der geradlinige Faserverlauf aber ausserdem auf einen aktiven Reizzustand derselben. Denn in denjenigen Fällen, wo es sich bloss um eine Dehnung durch Seitendruck handelt, ohne dass die Wirkung des Reizzustandes hinzutritt. behalten die Fasern ihren geschlängelten Verlauf trotz der Zusammenpressung der Zellen. Einen überzeugenden Beweis dafür geben die durch Versuche mit Physostigmin erhaltenen Präparate. Der Zweck dieser Experimente bestand darin, den Einfluss der Muskelkontraktion

allein auf den Vorgang der Schleimausstossung zu untersuchen. Wie bekannt, bewirkt das Physostigmin eine maximale Kontraktion sowohl der quergestreiften wie auch der glatten Muskulatur; wie aber aus den Resultaten unserer Experimente sich erwiesen hatte, übt dasselbe keine Reizwirkung auf die uns beschäftigende Epithelzellen. Unser Verfahren dabei war folgendes: Wir spritzten dem Regenwurm 1—1½ Kubikcentimeter einer 1% wässerigen Physostigminlösung in mehrere Körperstellen ein und warteten, bis er sich ad maximum kontrahierte und ganz hart und unerregbar wurde; dann schnitten wir ihm, wie gewöhnlich, die Epithelplatte heraus, die ebenfalls ganz kontrahiert erschien. Damit die Physostigminwirkung noch vollständiger sei, legten wir dieselbe Platte noch einmal für einige Sekunden in die Physostigminlösung, fixirten sie dann in Carnoy'scher Mischung und behandelten sie auch weiter nach den gebräuchlichen Regeln.

Die auf diese Weise erhaltenen Präparate zeigen folgende Verhältnisse: Schon bei schwacher Vergrösserung erscheint die Epitheloberfläche in regelmässige, kleine, wellenförmige Falten gelegt, während die Muskulatur stark kontrahiert und ihre Oberfläche vollkommen eben ist. (Fig. 13.) Bei näherer Betrachtung ergibt sich, dass diese eigenartige Gestaltveränderung des Epithels als eine Folge sehr starker Kompression desselben anzusehen ist. Die Zellen der Wellenberge sind von den Seiten stark zusammengedrückt und in die Länge gezogen, die Kerne abgeplattet und ebenfalls gedehnt; infolge dieser Dehnung sind die Fasern an einigen Stellen sogar von der Basalmembran abgerissen, behalten aber die für das Ruhestadium des Epithels so charakteristische Schlängelung. (Fig. 12.) Wenn wir dieselben Präparate mit Delafield's Haematoxylin oder Mucicarmin nachfärben, so überzeugen wir uns sofort, dass auch die oben besprochenen Schleimkeulen in grossen Mengen vorhanden sind. In den Wellentälern dagegen, wo die Zellen dem Seitendrucke ausgewichen haben, behalten sie ihre normale Höhe, die Kerne bleiben oval und die Fasern ebenfalls geschlängelt.

Wir können also noch einmal mit Bestimmtheit sagen, dass die *Schleimausstossung* keineswegs als eine Folge der durch die Muskelkontraktion bedingten Kompression und Dehnung der Zellen anzusehen ist, sondern dass dieselbe durch einen ganz unabhängigen Prozess in den Zellen selbst, namentlich *durch*

Kontraktion der ektoplasmatischen Fasern und durch die damit verbundene Gestaltveränderung des Zelleibes zustande kommt.

Wenn wir uns jetzt alle Verhältnisse, bei denen die Kontraktion der betreffenden Fasern zustande kommt, in's Gedächtnis rufen und uns die funktionelle Bedeutung derselben zu erklären versuchen, so kommen wir notwendiger Weise zur Überzeugung, dass der Grund für die Anwesenheit und das Funktionieren derselben keineswegs in der Zelle selbst zu suchen ist. Das Bestreben vieler Forscher das Vorhandensein ähnlicher faseriger Differenzierungen in den Flimmerepithelien mit dem Flimmerapparat in Zusammenhang zu bringen hat wenigstens in unserem Fall keine Berechtigung. Wir glauben mit einer gewissen Sicherheit bewiesen zu haben, dass ein direkter Übergang derselben in die Basalkörperchen im Pharynxepithel von Lumbricus nicht existiert. Ebenso unberechtigt wäre es bei unserem Objekte an eine nervöse Natur der Fasern zu denken, etwa in der Weise, wie Apathy für Anadonta und Metalnikoff für Sipunculus annehmen. Denn in den von uns untersuchten Flimmerzellen konnten wir absolut keinen Zusammenhang derselben mit den in grosser Menge zwischen den Zellfüssen sich findenden Nerven nachweisen, dagegen gelang es uns ihre Anheftung an die Basalmembran mit Sicherheit festzustellen. Ausserdem bietet ihre Struktur keine, wenn auch entfernte Ähnlichkeit mit der Struktur nervöser Elemente.

Wenden wir uns dagegen zu den benachbarten Organen, so überzeugen wir uns, dass zwischen denselben und dem Pharynxepithel eine Correlation existiert. Wir konstatieren einen Zusammenhang zwischen verschiedenen Stadien der Epitheltätigkeit und dem Verhalten weit entfernter und durch eine dicke Muskelschicht von ihm getrennter Schleimdrüsen, welcher sich darin äussert, dass die Epithelzellen an der Schleimausstossung teilnehmen, indem sie durch ihre Gestaltveränderung den aus den Drüsen zufliessenden Schleim in's Pharynxinnere befördern. Wie oben ausführlich auseinandergesetzt, kommt diese Gestaltveränderung durch die Kontraktion der ektoplasmatischen Fasern zustande. Es scheint uns berechtigt auf Grund dieser Tatsachen die Entstehung faseriger Differenzierungen im Zellinnern in unserem Fall gerade auf diese Correlation zwischen den Organen zurück-

zuführen. Es liegt nun alle Berechtigung vor, in analogen Fällen ähnlichen Gründen nachzugehen. Im Anschluss daran wollen wir daher eine kurze Übersicht ähnlicher im Tierreich vorkommender Gebilde geben, indem wir auch hier versuchen, die bis jetzt herrschende Meinung über Beziehungen derselben zum Flimmerapparat einer Kritik zu unterziehen.

Die bis jetzt in Bezug auf ihre faserige Differenzierungen näher untersuchten Flimmerepithelien finden sich im Mitteldarme von Anodonta [Engelmann[1]], in den Lebergängen von Helix hortensis [Heidenhain[2]], im Rüssel von Sipunculus nudus Metalnikoff, bei Sigalion [Joseph[3]] etc.

Was zunächst die drei letzteren Representanten anbetrifft, so ist bei ihnen die Annahme eines direkten Überganges des sog. Fibrillenconus in die Basalkörperchen noch überhaupt nicht in Zweifel gesetzt worden; man hat nicht einmal eine Untersuchung der Querschnittbilder vorgenommen, welche, wie wir gesehen haben, nur allein zuverlässige Resultate in dieser Hinsicht geben kann. Ihre Beziehung zu einander ist bis jetzt durchaus unbewiesen. Berechtigte Zweifel erheben sich dagegen in Bezug auf die von Engelmann beschriebenen Fibrillenconus von Anodonta.

Die betreffenden Flimmerzellen sind sehr hoch, schmal, zylindrisch und zeigen in ihrem Innern ausgesprochene Faserung. Die von der freien Oberfläche abgehenden, geradlinig verlaufenden Fibrillen sammeln sich in der Nähe des Kerns, in einen dicken End- oder Axenfaden, welcher geschlängelten Verlauf zeigt, aber nie bis an die Zellbasis heranreicht. Man will eine direkte Fortsetzung derselben in die in einer doppelten Reihe angeordneten Basalkörperchen gesehen haben, eine Behauptung, die sich durch die neueren Untersuchungen von Apathy[4]) und Gurwitsch[5]) als fraglich erwiesen hat. Apathy gelang es durch Goldfärbung den ganzen Verlauf dieser Fibrillen streng zu verfolgen, und es stellte sich heraus, dass dieselben keineswegs in die Basal-

[1]) Engelmann: Pflügers Arch., Bd. 25.

[2]) Heidenhain: Anat. Anz., Bd. 16.

[3]) Joseph: Arbeit aus dem zoologischen Institut, Wien 1902.

[4]) Apathy, S. v.: Mitteilung aus der zoologischen Station. Neapel. Bd. XII. 1897.

[5]) Al. Gurwitsch: Studien über Flimmerzellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. 57. 1900.

körperchen übergehen, sondern dass ihre Enden in die Zwischenräume zwischen denselben fallen. Sie verlaufen parallel zu einander und zeigen keine Spuren weiterer dichotomischer Teilung. Infolge dieser Angaben von Apathy ist die Untersuchung von Gurwitsch über die Beziehungen des Fibrillenkonus zum Flimmerapparat beweisend, um vollkommene Unabhängigkeit dieser Elemente von einander festzustellen. Gurwitsch konnte an feinen Querschnitten durch die Zellen die Anzahl der Basalkörper auf etwa 200—300 bestimmen. Senkt man den Tubus nur wenige μ, so tauchen sofort die scharfen Querschnitte des Fibrillenkonus auf, welche aus ca. 30—40 unregelmässig zerstreuten Fasern bestehen. Da eine dichomische Teilung nach Apathy vollkommen ausgeschlossen scheint, kann diese Beobachtung als Beweis der Tatsache dienen, dass diese intracellulären faserigen Differenzierungen nicht als Flimmerwurzeln, sondern als Gebilde sui generis betrachtet werden müssen.

Einer mündlichen Mitteilung von Herrn Dr. Gurwitsch entnehme ich ausserdem, dass, wenn man die Zelle von der breiten Fläche betrachtet, dieses Missverhältnis mit besonderer Deutlichkeit hervortritt. Bei einer gegebenen Einstellung des Tubus sieht man die ganze Reihe Basalkörperchen (also 20—30), findet aber dagegen nur eine sehr geringe Zahl der in derselben Ebene liegenden Fibrillen. Dieses Missverhältnis gibt eine gewisse Stütze zur Annahme einer Verwandtschaft zwischen dem Fibrillenkonus bei Anodonta und den von uns beschriebenen Fasern im Pharynxepithel von Lumbricus an. Ein eingehender Vergleich beider Objekte wird uns zeigen, dass es sich hier wahrscheinlich um gleichartige Gebilde handelt.

Wir bemerken zuerst, dass der Fibrillenkonus bei Anodonta in gewisser Beziehung abweichende Verhältnisse zeigt; namentlich finden wir an allen Präparaten die Fibrillen gestreckt und nur der Axenfaden (Endfaden) erscheint deutlich geschlängelt und von der Basis abgerissen. Dieser Umstand lässt sich aber vielleicht durch folgendes erklären: Alle Versuche bei Anodonta wurden ohne Narkose ausgeführt, d. h. unter starken Kontraktionen der Muskulatur der Typhlosolis, was natürlich zu Kompressionserscheinungen in den Zellen führen musste. Dafür sprechen u. A. die von Engelmann beobachteten Protoplasmatröpfchen, welche man oft an der Zelloberfläche zwischen den

Flimmerhaaren trifft und die vermutlich durch starken Binnendruck aus dem Zellinneren ausgepresst werden. Wir möchten nur noch daran erinnern, dass in allen denjenigen Fällen, wo wir die Regenwürmer ohne Narkose operierten, die schöne charakteristische Schlängelung dessen Fasern ausblieb, so dass wir auch sie nicht zu Gesicht bekommen haben würden, wenn wir nicht die Alkoholnarkose angewandt hätten. Es ist daher sehr wahrscheinlich, dass wir es bei den bekannten Anodontabildern stets mit einem Reizzustand zu tun haben, welcher die anscheinend so weit gehenden Differenzen mit Lumbricus herbeiführen kann: der Axenfaden wäre demnach von der Zellbasis abgerissen, die Fasern des Konus aus einem geschlängelten Verlauf in eine geradlinige Gestalt versetzt. Der Gegensatz zwischen der geschlängelten Form des Axenfadens und dem geradlinigen Verlauf des Fibrillenkonus lässt sich aus dem Umstand erklären, dass, wie Apathy festgestellt, steife Gebilde zwischen den Fibrillen eingelagert sind, welche das Zurückschnellen und somit den geschlängelten Verlauf derselben verhindern.

Wir wollen nun noch ein paar Worte über die mögliche funktionelle Bedeutung des Fibrillenkonus sagen. Die betreffenden zylindrischen Zellen zeigen bekanntlich massenhaft grosse Granula in ihrem mittleren Abschnitt, im freien Raume zwischen dem Kern und dem Fibrillenkonus; einige Individuen besitzen ganz ausserordentliche Mengen solcher mit Granula vollgespickten Zellen. Diese Zellen stellen anscheinend eine Art drüsiger Gebilde dar, welche das von ihnen produzierte Sekret ins Darminnere ausstossen. Es wäre vielleicht berechtigt nach der Analogie mit der funktionellen Bedeutung der ektoplasmatischen Fasern bei Lumbricus auch dem Fibrillenkonus der Anodonta eine ähnliche Bedeutung für die Ausstossung dieses Sekrets zuzuschreiben. Bevor wir unsere Übersicht abschliessen, wollen wir noch zwei Beispiele anführen, die in Bezug auf die faserige Differenzierung der Zelle einiges Interesse darbieten.

Es sind erstens das Prostomiumepithel von Lumbricus und zweitens das Darmepithel der Amphibien nach M. Heidenhain.

Wie schon früher angedeutet, unterscheidet sich das Prostomiumepithel von demjenigen der Pharynxtasche erstens durch seinen unregelmässigen Verlauf und zweitens durch geringere Höhe, weniger konstante Gestalt und weniger ausgesprochene

Differenzierung seiner Zellen. Wir finden hier deutliche Faserung, welche mit derjenigen des Pharynxepithels grosse Ähnlichkeit darbietet: die scharf begrenzten Fasern verlaufen in der Längsrichtung der Zelle, indem sie aber nicht nur im Ektoplasma, sondern auch im Zellinneren zu liegen scheinen; in der Regel sind sie geradlinig; wir haben aber doch schon mehrmals ausgesprochene Schlängelung derselben beobachtet und zwar vorwiegend in den Ruhepräparaten. Nach der Analogie mit dem Epithel der Pharynxtasche könnte man vielleicht auch hier einen Zusammenhang dieser Formveränderung der Fasern mit den physiologischen Funktionen der Zelle annehmen; da uns aber genauere Untersuchung derselben fehlt und da ausserdem diese Erscheinung nicht sehr konstant zu sein scheint, so würde eine solche Annahme unbegründet erscheinen. Wir möchten vielmehr dieses Epithel als eine Art Übergang zu denjenigen Epithelien betrachten, bei welchen es nicht zur Ausbildung von individualisierten Fibrillenbüscheln, wohl aber zur allgemeinen faserigen Beschaffenheit des Zelleibes kommt, wie es z. B. in dem von M. Heidenhain[1]) beschriebenen Darmepithel der Amphibien der Fall ist. Die Fasern verlaufen auch hier in der Längsrichtung der Zelle, sie vereinigen sich aber in der Richtung nach abwärts zu einem dünnen Mantel, welcher sich zwischen Zellwand und Kern hindurchdrängt. Die Fasern sind keineswegs straff gespannt, sie zeigen eine Neigung gegen die Mittellinie des Zellkörpers, so dass sie oberhalb des Kerns zwei gardinenartige Faservorhänge bilden (Frontalschnitt). Was die physiologische Bedeutung dieser Struktur anbetrifft, so gibt Heidenhain folgende Erklärung derselben: „Faserige Differenzierungen des Zelleibes von bestimmter Orientierung wirken entweder durch Kontraktilität, oder sie dienen als Leitungsbahn, oder sie leisten spezifische Widerstände gegenüber mechanischer Beanspruchung. Viele der in den Zellenleibern sichtbaren faserigen Differenzierungen haben eben diese Aufgaben, spezifische Widerstände zu entwickeln, sobald durch äussere Zugwirkung oder durch Pressung der Zelleib mechanisch beansprucht wird. Hier beim Darmepithel ist ein wechselnder Seitendruck innerhalb des Epithels erwiesen; wir haben als Korrelat der seitlichen Pressung eine Zerrung im Sinne der

[1]) M. Heidenhain: Über die Struktur der Darmepithelzellen. Archiv für mikr. Anat. 1890. Bd. 54.

Längsaxe der Zelle. Eben dieser Zerrung wirken die Fäden des Cytomitoms entgegen, da sie im Allgemeinen längslang durch die Zelle hindurchziehen und bei Verlängerung der Zellgestalt in höhere Spannung geraten müssen. Da die Zellenleiber dem Zug und Druck ebenso unterliegen wie andere Teile des Körpers, so werden auch Einrichtungen gegeben sein, welche einer eventuellen Schädigung durch äussere Kräfte wirksam entgegenarbeiten. Wahrscheinlich gehören auch die Faserungen vieler Flimmerzellen hierher und eventuell auch die unregelmässigen Fädchengerüste solcher Zellen, die einer wechselnden äusseren Beanspruchung (in verschiedener Richtung) unterliegen."

Nachdem wir jetzt die verschiedenen Epithelarten in Bezug auf die morphologische Natur und die funktionelle Bedeutung ihrer faserigen Differenzierungen berücksichtigt haben, wird es wohl zutreffend sein, diese Strukturverhältnisse als eine Adaption an mechanische Beanspruchung, sei es für die Zelle selbst oder für die korrelativen Verhältnisse zu den benachbarten Geweben, aufzufassen.

Es erübrigt mir Herrn Professor Strasser für die gütige Überlassung eines Arbeitsplatzes in seinem Laboratorium, sowie Herrn Priv.-Doz. Dr. A. Gurwitsch für die Anregung und Unterstützung bei vorliegender Arbeit meines ergebensten Dankes zu versichern.

Erklärung der Figuren auf Tafel XVII.

Fig. 1. Querschnitt durch das vierte Kopfsegment des Regenwurmes. Pr = Prostomium, DP = dorsaler Pharynxwulst, T = Pharynxtasche.

Fig. 2. Längsschnitt durch den Kopf. Bezeichnungen in Fig. 1.

Fig. 3. Aufgeschlitzte und ausgebreitete Pharynxtasche von der Innenseite.

Fig. 4—9 und 12 mit Seibert Apochromat 2 mm, Projektion auf den Arbeitstisch gezeichnet.

Fig. 6, 7, 8. C.-Oc. 12, die übrigen = C.-Oc. 4.

Fig. 4. Epithel im Ruhestadium. Schleimfäden und Schleimkeulen nach einem mit Delafieldschen Hämatoxlin gefärbten Präparat desselben Stückes eingezeichnet. B = Basalmembran, N = Nervenstämme mit durchziehenden Schleimfäden.

Fig. 5. Epithel desselben Individuums im gereizten Zustande bei gleicher Behandlung und Vergrösserung. Mitose in einer Flimmerzelle?

Fig. 6. Querschnitt durch die Epithelzellen im Bereich des Flimmerbesatzes. dichte Haufen von kleinen Basalkörperchen, Querschnitte durch die im Ektoplasma gelegenen viel dickeren Fibrillen.

Fig. 7 u. 8. Querschnitte in der Höhe der Schleimkeulen resp. der Kerne. In Fig. 7 Mitose in einer Flimmerzelle.

Fig. 9. Pharynxepithel beim elektrischen Reiz (Reiz und Dehnung, Text S. 372); B=Basiepitheliale Zelle, N=Nervenendorgan.

Fig. 10. Tangentialschnitt durch die Epithelplatte in der Höhe der Zellfüsse resp. der Basalmembran, F=Füsse der Zellen, N=Nervenplexus.

Fig. 11. Tangentialschnitt durch den Muskelwulst dicht unterhalb des Epithels. R=Röhrenförmige Fortsetzung der Basalmembran als Scheide für die Nervenstämme. M=Mucinfäden, die Nervenstämme durchschlagend. G=Gitterförmig angeordnete Muskulatur, G^1= muskulöse Bekleidung der Nervenstämme.

Fig. 12—13. Epithel bei Physostigminvergiftung.

Fig. 12. Übersichtsbild durch die wellenförmig ausscheidende Epithelplatte.

Fig. 13. Gipfel und Tal einer Falte; die Kerne stark zusammengepresst, die Fasern gedehnt aber trotzdem geschlängelt

Beitrag zur Kenntnis der Struktur und der Teilung von Bindegewebszellen.

Von
N. Loewenthal
a. Prof. der Histologie an der Universität Lausanne.

Hierzu Tafel XVIII.

I. Plasmazellen.

An den Plasmazellen sowohl in dem subkutanen Bindegewebe, als im Mesenterium oder im grossen Netze der weissen Ratte — dieser in mancher Hinsicht so interessanten Tierart — lassen sich bemerkenswerte Befunde wahrnehmen, die darauf hindeuten, dass diese Zellen Formveränderungen, allem Anscheine nach amœboider Natur, eingehen können. Sehen wir zunächst den objektiven Befund, wie er sich im subkutanen Bindegewebe darstellt, näher an.

Was zuerst die Untersuchungsmethode anlangt, so hat sich die von mir angewandte Fixierungsmethode mit Osmium-Kalium-Bichromat[1]) für die Demonstration der fraglichen Verhältnisse als sehr zweckmässig erwiesen. Es wurden aber auch andere Methoden angewandt, wovon mehr weiter unten.

Die Präparate wurden unter folgenden Cautelen dargestellt: Dünne Lamellen von subkutanem Bindegewebe der weissen Ratte — und zwar aus der Rippengegend — wurden auf Deckgläschen aufgespannt und in die fixierende Flüssigkeit eingebracht (1 proc. Lösung Überosmiumsäure — 1 Teil, $2 \frac{1}{2}$ proc. Lösung Kali bichrom. — 4 Teile). Nach etwa 20 bis 24 Stunden wurden die Präparate, ohne von den Deckgläschen losgetrennt zu werden, in fliessendem Wasser ausgewaschen und in Alkohol (70^0 bis 82^0) aufbewahrt. Nach etwa 40 bis 48 Stunden wurden nun behufs der Färbung die dünnsten und nur schwach geschwärzten, also mit Fettzellen weniger beladenen Stellen herausgeschnitten. Sind die Lamellen genügend dünn, so kann auch ohne vorherige Spaltung derselben zur Färbung geschritten werden; im widrigen Falle werden sie vermittels Pinzette und Nadeln in möglichst feine Lamellen zerlegt, was natürlich einige Übung erfordert. Es ist ratsam, diese Manipulation bei schwacher Lupenvergrös-

[1]) Zeitschrift für wissensch. Mikroskopie, Bd. X, 1893.

serung auszuführen. Die feinen Lamellen kommen nun in distiliertes Wasser und dann auf 5 bis 10 Minuten in das Delafieldsche Hämatoxylin. Ferner werden sie tüchtig ausgewaschen, entwässert, aufgehellt und in Balsam eingeschlossen.

Die Plasmazellen treten bei dieser Behandlungsweise durch die intensive Färbung deutlich hervor. Überhaupt ist es zu betonen, dass diese Zellenart bei der weissen Ratte besonders zahlreich vertreten ist und eine besondere Entwicklung erreicht.

Wie bekannt sind die Plasmazellen (Waldeyer, Ehrlich) besonders zahlreich in der Nähe von Blutgefässen und Fettzellen; aber auch mitten im Bindegewebe, von Blutgefässen entfernt, kommen Plasmazellen vor. Bald sind diese Zellen vereinzelt gelegen, bald sind sie dicht aneinander gereiht, so dass die zugewandten Flächen abgeflacht werden. Der Zelleib ist bekanntlich besonders reich an gröberen Granulationen, die sich mit Hämatoxylin intensiv färben. Die Diameter der Zellen weisen namhafte Unterschiede auf. So findet man kleinere gut charakterisierte Plasmazellen, die etwa 14,5 auf 8,8 μ messen, wobei auch viel grössere von etwa 26,5 auf 14,7 μ im Durchmesser zahlreich vertreten sind. Nun bemerkt man aber in betreff der Umgrenzung der Zellen sehr beträchtliche Unterschiede. Manche Zellen scheinen ziemlich scharf umgrenzt zu sein; doch soll der Befund in dieser Hinsicht mit stärkeren Linsen kontrolliert werden, denn auch in diesen Fällen kann man oft ganz feine und aus Reihen von Granulis sich zusammensetzende Fortsetzungen an den Zellen erkennen (Fig. 1 a—d). Man gewinnt den Eindruck, als wenn die Granulationen sich vom Zellleibe absplitterten, um sich zwischen den Bindegewebsfasern zu zerstreuen. An solchen feinsten Granulazügen kann man die Verbindungsbrücken zwischen den Körnchen meist nicht erkennen. Es lässt sich allerdings einwenden, dass die Verbindungsbrücken nur ihrer Feinheit und Durchsichtigkeit wegen nicht zu unterscheiden sind. Man könnte sogar in dem zuletzt erwähnten Falle die Herkunft der Körnchen von den Plasmazellen überhaupt in Zweifel ziehen, würde man nicht zu diesem Schluss geführt sein durch die Befunde an anderen Zellen, wo der Sachverhalt anschaulicher zu Tage tritt. Man findet namentlich Übergangsformen zu ganz unregelmässig gestalteten Zellen, die einigermassen an die Form der Pigment-

zellen erinnert. Die Zellen in diesem Falle sind ganz unregelmässig gestaltet, oft wie zerklüftet, und mit deutlich erkennbaren Fortsätzen ausgestattet. An solchen Zellen ist der Kern gewöhnlich deutlicher zu unterscheiden, weil die Granula sich auf eine grössere Fläche verbreitet haben und nicht so dicht wie in den kompakteren und, so zu sagen, zusammengezogenen Zellen angeordnet sind. Es können ferner an manchen Zellen hellere Streifen wahrgenommen werden, wie solche z. B. an den breiteren und abgeflachten Pigmentzellen in der Lamina fusca (Supra-chorioidea) häufig zu sehen sind. Die erwähnten helleren Streifen entsprechen dünneren und an Körnchen ärmeren Zellregionen, die zwischen den Fasern eingeklemmt sind. Bemerkenswert ist ferner an den unregelmässig gestalteten, zerklüfteten Zellen die relative Grösse der Granula. Betrachtet man solche Granulazüge, die relativ weit entfernt von dem Hauptteil der Zelle gelegen sein können, so kann man sich kaum dem Gedanken verschliessen, dass es um eine Art Absplitterung von Granulis ankommt.

Die fraglichen Befunde lassen sich auch nach Färbung mit Alaunkarmin bestätigen, nur sind in diesem Falle die Granula nicht so intensiv gefärbt als nach Hämatoxylintinction, und können daher die zersplitterten Granula leichter übersehen werden.

Was nun den Kern der Plasmazellen anlangt, so ist er bekanntlich von rundlicher Gestaltung und vielmehr klein im Vergleich zu dem Zelldiameter; mit Hämatoxylin wird er lebhaft tingiert. Nach der angegebenen Behandlungsweise der Präparate ist der Kern mehr oder weniger verdeckt wegen der intensiven Färbung der dicht angeordneten Granulationen. In der Regel ist der Kern in Einzahl vorhanden. Zweikernige Zellen habe ich an einer Anzahl von untersuchten Präparaten nur selten finden können.

Die geschilderten Befunde in betreff der Fortsätze der Plasmazellen habe ich am grossen Netze und am Mesenterium der weissen Ratte bei der Anwendung von anderen Fixierungs- und Färbungsmethoden geprüft.

Wie im Unterhautgewebe, sind bei der genannten Tierart die Plasmazellen sehr zahlreich im grossen Netze und im Mesenterium vertreten und kommen nicht nur in der Nähe von Gefässen und Fettzellen, sondern auch entfernt von denselben

zwischen den Bindegewebsfasern vor. Von diesen Häuten wurden die Präparate nach folgenden Methoden dargestellt: Stücke des grossen Netzes und des Mesenteriums wurden auf eine durchbohrte Korkplatte aufgespannt, mit Igelstacheln befestigt und teils mit Müller'scher Flüssigkeit, teils mit Formol fixiert. In Müller'scher Flüssigkeit wurden die Präparate einige Stunden aufbewahrt, dann in fliessendem Wasser ausgewaschen und in Alkohol übergeführt. In Formol (5 proc. wässer. Lösung) verblieben die Präparate etwa 24 Stunden und wurden ferner in Alkohol aufbewahrt.

Das grosse Netz insbesondere wurde ausserdem mit Osmium-Kalium-Bichromat nach der weiter oben beschriebenen Methode fixiert.

Ausser der Hämatoxylinfärbung wurden noch folgende Tinktionen angewandt: Die Orceintinktion (nach Unna) combiniert mit Auswaschen der Präparate in Alkohol mit Salzsäure angesäuert; ferner die Färbung mit Magenta-Salpetersäure.

Die zuletzt erwähnten Tinktionen, die, wie bekannt, für die Färbung der elastischen Fasern gebraucht werden, färben nun sehr intensiv auch die Plasmazellen, und was die Orceintinktion anlangt, sowohl nach Fixierung mit Müller'scher Flüssigkeit, als mit Osmium-Kalium-Bichromat oder mit Formol. Sehr anschaulich treten die Granula bei der zuletzt erwähnten Tinktion nach Formolfixierung hervor. Die Granula sind je nach der Behandlungsmethode schwarz, schwarz-bläulich oder tief braun gefärbt. Für das Studium des Kernes sind hingegen die angeführten Färbungsmethoden wenig geeignet.

Endlich wurden noch Präparate des grossen Netzes der weissen Ratte nach Fixierung mit Alkohol und Färbung mit Hämatoxylin untersucht.

Was zunächst das Mesenterium anlangt, so lassen sich an diesem Untersuchungsobjekte die beschriebenen Befunde am subcutanen Bindegewebe voll bestätigen. Nach Fixierung mit Müller'scher Flüssigkeit und Hämatoxylinfärbung nehmen die Granula in den Plasmazellen eine tiefe schwarz-bläuliche Schattierung an. Da wo die Granula nicht zu dicht angeordnet sind, kann man die namhaft schwächer gefärbte Zwischensubstanz unterscheiden. Diese Behandlungsweise eignet sich daher durchaus nicht schlecht für die Demonstration der Verbindungsbrücken

zwischen den Körnchen, da wo sie zu gesonderten Inselchen oder Zügen angeordnet sind. Man findet auch im Mesenterium compaktere und regelmässiger umgrenzte Plasmazellen, sowie auch solche von unregelmässiger Gestaltung und die wie zerklüftet erscheinen. Die Zellen sind bald mehr abgerundet, bald in die Länge gestreckt oder noch unregelmässig eckig gestaltet. Nicht nur an den letzteren, sondern auch an den compakteren, bei schwacher Vergrösserung regelmässig umgrenzt erscheinenden Plasmazellen lassen sich Fortsätze wahrnehmen, wenn man nur die Präparate bei genügender Vergrösserung und guter Beleuchtung untersucht (Fig. 1 a, b). Man sieht in diesem Falle ganz feine Fortsätze, die eine Strecke weit verfolgt werden können.

Sie sind nur schwach bläulich gefärbt und enthalten hier und da dickere insensiv gefärbte Granula. An einigen Fortsätzen lassen sich auch Teilungen und Anastomosen wahrnehmen. Um die besser umgrenzten Zellen herum kann man in vielen Fällen einen feinen Spaltraum unterscheiden, und kommen dann die feinen, den Spaltraum durchziehenden Fortsätze noch besser zur Anschauung. Die Gesamtfigur der abgehenden Fortsätze erinnert zuweilen an das Bild von Eisenpartikelchen, die um einen Magnet sich gruppieren. Um andre Zellen herum bilden die Granula mehr oder wenig zerstreute Inselchen, die öfters durchaus nicht der ganzen Zellperipherie entsprechen. Auch im Mesenterium der weissen Ratte sind ganz unregelmässig gestaltete und wie zerklüftete Plasmazellen aufzufinden, obwohl der Befund nicht so häufig vorzukommen scheint als im subkutanen Bindegewebe. Man kann an solchen Zellen eine besondere Zerstreuung der Granula wahrnehmen; der Abstand zwischen den einzelnen Körnchen ist stellenweise allerdings merkbar weiter als in den zusammengezogenen Zellen. Auch Granula-Inselchen, die scheinbar ganz gesondert von dem zerklüfteten Zelleibe sich vorfinden, sind zu beobachten.

Mesenteriumpräparate, die mit Formol fixiert und mit Orcein gefärbt wurden, schienen weniger günstig zu sein für die Wahrnehmung der fraglichen Verhältnisse. Die Granula der Plasmazellen treten zwar sehr deutlich hervor und haben eine tiefdunkele ins bläuliche übergehende Färbung; doch waren in den Präparaten die mehr kompakteren und regelmässiger umgrenzten Zellformen vertreten. Ob dieser Unterschied nur auf

die energische Wirkung des Formols im Vergleich mit der Müller'schen Flüssigkeit zurückzuführen sei, muss ich dahingestellt lassen. Der Unterschied ist aber nur ein relativer, denn auch an diesen Präparaten sind an manchen Plasmazellen Granulazüge oder Inselchen in der Nähe oder in einiger Entfernung vom Zelleibe sicher zu unterscheiden. In betreff der Verbindungsbrücken ist die fragliche Methode weniger günstig als die vorhergenannte, weil die Färbung in elektiverer Weise sich auf die Granula fixiert, während nach Hämatoxylinfärbung bei Fixierung mit Müller'scher Flüssigkeit der Zelleib sich ebenfalls mehr oder weniger mitfärbt. Zu betonen ist noch, dass nach der Tinktion mit Orcein (Formolfixierung) die Färbung der Granula in den Plasmazellen nicht identisch ist mit derjenigen der elastischen Fasern; während die ersteren einen Stich ins bläuliche haben, sind die letzteren vielmehr dunkelbraun gefärbt.

Auch an Präparaten des Mesenteriums, die mit Magenta-Salpetersäure gefärbt und in Glyzerin aufbewahrt wurden, waren gefärbte Granula in einiger Entfernung vom Zelleibe der Plasmazellen zu erkennen.

Durchaus analoge Befunde wie am Mesenterium können auch an den Plasmazellen des grossen Netzes bei der weissen Ratte gemacht werden.

Vergleicht man nun die Befunde am Mesenterium und am grossen Netze mit denjenigen am subkutanen Bindegewebe, so lassen sich doch gewisse Unterschiede in betreff der Plasmazellen erkennen. Am subkutanen Bindegewebe, namentlich, waren besonders zerklüftete, unregelmässig gespaltete, auch grosse Plasmazellen zu finden, während am Mesenterium und am grossen Netze compaktere Zellen, die mit meist sehr feinen Fortsätzen ausgestattet sind, zu beobachten waren. Vielleicht hängt dieser Unterschied von dem Umstande ab, dass in dem subkutanen Bindegewebe die Fasern lockerer angelegt sind als im Mesenterium. An den Präparaten, die nach den beschriebenen Methoden behandelt werden, ist die Differenz in betreff der Dichtigkeit der Anordnung der Bindegewebsfasern recht deutlich ausgesprochen. Dementsprechend wird der Schluss nicht unberechtigt sein, dass in dem subkutanen Bindegewebe die Plasmazellen leichter die Fortsätze entfalten können als in dem dichteren

Gewebe des Mesenteriums. Es sei aber ausdrücklich bemerkt, dass die so ausgesprochene unregelmässige Gestaltung der Plasmazellen, wie sie hier beschrieben wurde, das Vorhandensein von deutlich zu sehenden Fortsätzen, die Zerklüftung der Zellen, durchaus nicht in allen Fällen wahrzunehmen sind. Es müssen also diese Erscheinungen an gewisse und zur Zeit noch nicht zu bestimmende Zustände gebunden sein. Die Präparate, auf welche die voranstehende Beschreibung sich stützt, stammen von weissen Ratten, die binnen mehrerer Jahre im Laboratorium erzogen worden sind. Als durch die Wirkung der Reaktive bedingte Kunstprodukte können die fraglichen Verhältnisse gewiss nicht gelten, denn erstens sind sie bei verschiedenen Fixierungsmethoden wahrzunehmen und zweitens ist doch das Osmium-Kalium-Bichromat in betreff der Konservierung der Formgestaltung der Zellen nicht geeignet, Kunstprodukte wie Zerstreuung der Granula, Bildung von Fortsätzen und Zerklüftung des Zelleibes hervorzubringen.

Es wurde schon weiter oben die Tatsache hervorgehoben, dass die Tinktionsmittel, die für die spezifische Färbung der elastischen Fasern gebraucht werden, auch die Granula der Plasmazellen intensiv färben, wobei allerdings der Farbenton in beiden Fällen nicht identisch ausfällt. Ist man aber berechtigt aus dieser Reaktion auf die elastische Natur der Granula der Plasmazellen zu schliessen, und die Zersplitterung und die Zerstreuung der fraglichen Granula etwa mit dem Wachstum der elastischen Fasern in Zusammenhang zu bringen? Im Mesenterium namentlich sieht man sehr oft, da wo die Plasmazellen nicht in der Nähe der Gefässe, sondern mitten im Bindegewebe zu liegen kommen, dass die elastischen Fasern bald an den Seiten, bald nach oben oder nach unten von den Plasmazellen ziehen, doch ist damit nicht viel gesagt. Es wäre zur Zeit gewagt, aus der mikrochemischen Reaktion ohne weiteres auf die Natur der Granula zu schliessen, und in unserem Falle, die Plasmazellen mit den elastischen Fasern in eine irgend welche Relation zu bringen. Um einen solchen Schluss beweiskräftig zu machen, sollte man natürlich zuerst die stattfindende Apposition der abgesplitterten Granula an die elastischen Fasern morphologisch begründen. Positive Resultate in dieser Richtung erlauben meine Präparate aber nicht, und es bleibt somit ferneren

Untersuchungen vorbehalten, die Deutung der geschilderten Befunde an den Plasmazellen zu eruieren. Ich möchte noch hinzufügen, dass ich schon im Jahre 1901[1]) in aller Kürze den Befund angegeben habe; ferner hatte ich Gelegenheit einige auf dieses Thema sich beziehende Präparate auf der 74. Versammlung der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte zu Karlsbad zu demonstrieren[2]).

Die fraglichen Verhältnisse stehen übrigens nicht vereinzelt da. So finden wir z. B. in einer Mitteilung von Ballowitz[3]) analoge Angaben, die sich auf Fledermäuse beziehen. Es wurde dabei eine andere Untersuchungsmethode angewandt, namentlich die Ehrlich'sche Fixierung mit Alkohol und Färbung mit Dahliaviolett. Ballowitz beabsichtigte die Ehrlich'sche Anschauung über die Deutung der „Mastzellen" als besonders gemästeter Bindegewebszellen zu kontrollieren und untersuchte zu diesem Zwecke vergleichsweise Fledermäuse im Herbst, als sie in sehr gut gefüttertem Zustande zu finden sind, und im Frühling, als sie in Folge des Winterschlafes sehr abgemagert werden. Durchgreifende Unterschiede in betreff der Zahl, der Grösse und dem Körnchenreichtum konnten dabei bei den in Vergleich gezogenen Tieren, den Dünndarm ausgenommen, nicht gefunden werden. Bei dieser Gelegenheit gibt Ballowitz an, dass an den Mastzellen häufig körnchenreiche Ausläufer, auch feine Fortsätze wahrzunehmen sind. Auch scheint es oft, als ob isolierte Körnchenhaufen in der Nähe der Zellen vorkämen, doch lässt sich dieser Befund eher durch die Entfärbung der Verbindungsbrücken erklären. Von analogen Beobachtungen bei älteren Autoren werden diejenigen von Westphal[4]) angeführt. Leider war mir diese Arbeit im Original nicht zugänglich.

Die ältere Arbeit von Nordmann[5]), wo die Plasmazellen hauptsächlich in betreff der Färbung untersucht werden, enthält keine hierher gehörenden Angaben, ebenso die neuen Mitteilungen

---

[1]) La cellule et les tissus, p. 167.

[2]) Verhandlungen 1902, II. Teil, § 595.

[3]) Über das Vorkommen der Ehrlich'schen granulierten Zellen (Mastzellen) bei winterschlafenden Säugetieren, Anatom. Anzeiger VI, 1891.

[4]) Über Mastzellen. Inaugural-Dissertation, Berlin 1880.

[5]) Beiträge zur Kenntnis und namentlich zur Färbung der Mastzellen. Intern. Monatsschrift f. Anat. und Histol. II, 1885.

von Bergonzini[1]), Pappenheim[2]) und Schlesinger[3]). Die zwei letzteren Aufsätze beziehen sich hauptsächlich auf pathologisches Material, und ist hier die neuere dieses Gebiet betreffende Literatur besprochen. Wie weit noch die Ansichten beziehentlich der morphologischen und mikrochemischen Eigenschaften der Plasmazellen, ihrer Herkunft, Deutung und Beziehung zu den Lymphocyten überhaupt auseinandergehen, lässt sich aus diesen Arbeiten ersehen.

II. Eigentümliche Fettzellen im Unterhautgewebe der weissen Ratte.

Gelegentlich der Untersuchungen über die Plasmazellen ist mir bei dieser Tierspezies eine besondere Art Fettzellen aufgefallen, die von den gewöhnlichen Fettzellen sich bedeutend unterscheidet und in mehr eingehender Weise wenig bekannt zu sein scheint.

In einer älteren Arbeit von Poljakoff[4]) findet man Angaben über besondere Fettzellen im Unterhautgewebe der weissen Ratte, die vielleicht den Zellen, von welchen hier die Rede sein wird, nahe stehen. Mit Sicherheit lässt es sich leider aus der zitierten Arbeit nicht ersehen, weil die Beschreibung und die Zeichnungen des genannten Autors auf Präparate, die nach einer ganz anderen Methode dargestellt wurden, sich beziehen. Es war nämlich in das Unterhautgewebe Pikrokarmin eingespritzt, aus den oedematösen Blasen Stückchen herausgeschnitten und in Glyzerin untersucht (die Ranvier'sche „boule d'oedème"-Methode). Es ist nun in der soeben zitierten Arbeit von ziemlich grossen Zellen die Rede, die knapp mit Fettkörnchen infiltriert sind und einen mittelständigen Kern enthalten (vergl. die Fig. 7 auf Taf. II in der fraglichen Arbeit). Folgende Merkmale sollen diese Zellen charakterisieren. Die ganz junge fettbildende Zelle ist etwa kugelig gestaltet und $1^1/_2$ oder 2 mal so gross wie ein Leukocyt;

[1]) Über das Vorkommen von granulierten basophilen und acidophilen Zellen im Bindegewebe und über die Art, sie sichtbar zu machen. Anat. Anzeiger, VI, 1891.

[2]) Weitere kritische Ausführungen zum gegenwärtigen Stand der Plasmazellen-Frage. Virchows Arch. 169, 1902.

[3]) Über Plasmazellen und Lymphocyten. Virchows Arch. 169, 1902.

[4]) Über eine neue Art von fettbildenden Organen im lockeren Bindegewebe. Arch. f. mikrosk. Anat. XXII, 1888.

später erreichen sie eine 2—4malige Leukocytengrösse. Die Zelle ist amöboider Bewegungen fähig. Diese fettbildenden Zellen findet man im lockeren Bindegewebe, im grossen Netze, im Gekröse und besonders aber an Stellen, die reich an Fettablagerungen sind. In den Zellen findet Kernteilung statt und zwar nach den Vorgängen der Scissiparität; auch die Zellen teilen sich. Ferner lagern sich in den Zellen glänzende Körnchen ab und der Zelleib färbt sich gelb mit Pikrokarmin. Als sich die Zellen fixiert haben, produzieren sie Fett; der Kern wird nach der Peripherie verschoben; eine eigentliche Membran scheint nicht zu existieren. Die angegebenen Merkmale, sowohl in betreff der Entwicklung als der histologischen Beschaffenheit dieser Fettzellenart, sind aber nicht hinreichend, um diese Zellen genau zu charakterisieren; denn auch die gewöhnliche Fettzelle ist in einem gewissen Entwicklungsstadium nur knapp mit Fettkörnchen infiltriert, und der Kern ist noch mehr in der mittleren Zellregion gelegen.

Die eigentümlichen Fettzellen, zu deren Schilderung ich nun übergehe, und die nicht bei allen weissen Ratten in dem subkutanen Bindegewebe vorzukommen scheinen, denn in anderen Präparaten von derselben Tierart waren solche Fettzellen nicht vertreten, unterscheiden sich durch folgende Merkmale (Figg. 2, 3 und 4).

Was zunächst Form und Grösse anlangt, so sind namhafte Unterschiede zu beobachten. In den Präparaten vom Unterhautgewebe, die mit Osmium-Kalium-Bichromat nach der weiter oben beschriebenen Methode fixiert wurden, sind die fraglichen Fettzellen bald oval-elliptisch gestaltet, bald viel mehr nach einer Richtung gestreckt, sodass die Länge bedeutend die Breite der Zelle übertrifft. Die Zellen können auch abgeplattet erscheinen und nach den Extremitäten hin sich verjüngen. Einige Beispiele von Messungen, die an fixierten Präparaten ausgeführt wurden (und daher nur einen relativen Wert haben können), sollen die Grössenverhältnisse näher präzisieren.

Länge	Breite	Länge	Breite	Länge	Breite	Länge	Breite
in μ		in μ		in μ		in μ	
30.87	24.99	36.75	17.64	42.63	29.4	44.10	26.46
33.08	20.58	38.22	26.46	41.16	23.52	51.45	36.75
						54.39	22.05

Wie es aus einigen Zahlen zu ersehen ist, kann der Längsdurchmesser in einigen Fällen den Querdurchmesser mehr als um das Doppelte übertreffen.

Die Zellen sind bald vereinzelt gelegen — und gerade an solchen Zellen wurden die Messungen ausgeführt — bald sind sie zu kleinen Inselchen aneinandergereiht. Wie es für die gewöhnlichen Fettzellen der Fall ist, begleiten auch die fraglichen Fettzellen die Blutgefässe und sind von Kapillargefässen umsponnen.

Die fraglichen Fettzellen unterscheiden sich von den gewöhnlichen schon auf den ersten Blick dadurch, dass trotz der ansehnlichen Grösse die Zellen meist nur kleinere mehr oder weniger zahlreiche Fetttröpfchen enthalten, dass grössere Fetttropfen in diesen Zellen nur vereinzelt vertreten sind, und dass der Kern in der mittleren Zellregion gelegen ist, während die gewöhnlichen Fettzellen, bei derselben Grösse, schon die vollständige Fettmetamorphose eingegangen haben und der Kern ganz randständig zu liegen kommt.

Für das Studium der Verbreitung der Fetttröpfchen in den Zellen ist natürlich die Fixierung mit Osmium-Kalium-Bichromat sehr vorteilhaft, wegen der eintretenden tiefen Dunkelung der Tröpfchen. Die Präparate müssen in Glyzerin untersucht werden, denn nach Einschliessung in Balsam werden die Fetttröpfchen gelöst. An solchen Osmium-Kalium-Bichromat-Glyzerinpräparaten ist es leicht zu erkennen, dass die gedunkelten Körner bald zahlreicher und dichter in den fraglichen Zellen angelegt sind und alle oder nahezu alle Teile des Zelleibes infiltrieren; bald sind sie spärlicher vertreten und ungleichmässig verteilt. Einige Teile des Zelleibes können der Fettkörner ganz frei sein. In mehreren Zellen sind ausser den meist feineren Tröpfchen noch vereinzelte viel grössere gedunkelte Tropfen vorhanden. Der Zellleib hat bei der angegebenen Untersuchungsmethode ein durchsichtig-hyalines Aussehen; man erkennt aber auch eine Anzahl Zellen, die eine mehr starr-hyaline Beschaffenheit haben und durch die ebenfalls starre Umgrenzung sich auszeichnen; diese Zellen sind in der Regel von länglich abgeplatteter Gestaltung. Der Zelleib erscheint an solchen Glyzerin-Präparaten, da wo er von den gedunkelten Körnern nicht verhüllt ist, als ein hellerer Fleck.

Eingehendere Angaben über die Beschaffenheit des Zellleibes und des Kernes erhält man an gefärbten und in Balsam eingeschlossenen Präparaten. Die Kernfärbung wird recht gut durch die Hämatoxylintinktion bewirkt. Der Zelleib wird bei dieser Behandlung nur schwach tingiert. Viel vorteilhafter in betreff des Studiums des Zelleibes erweisen sich nach Osmium-Kalium-Bichromat-Fixierung die Färbungen mit Orcein und Magenta-Salpetersäure, die eine ansehnliche Mitfärbung der zwischen den Fettkörnchen sich vorfindenden Protoplasma und gewisser Granula, die in dasselbe eingebettet sind, bewirken. Behandelt man die Präparate nach stattgefundener Färbung mit Terpentinöl, so ist man der vollständigen Entfärbung der gedunkelten Fettkörner sicher Die Präparate werden endlich in Balsam eingeschlossen.

In vielen von den Fettzellen erkennt man in solchen Bedingungen eine sehr deutliche areoläre Protoplasmastruktur; die hellen, kreisrunden Felder entsprechen natürlich den gelösten Fetttröpfchen (Fig. 3a). In derselben Zelle sind viele von den hellen Kreisen beinahe gleichgross; einige vereinzelte namhaft grösser, was mit den Befunden an Glyzerinpräparaten in Übereinstimmung steht. In den Protoplasmascheiden, zwischen den hellen Areolen, erkennt man nun gefärbte Granula von ungleichmässiger Dicke und namentlich auch dickere, die schon mit stärkeren Trockenlinsen und noch besser mit Immersionslinsen zu unterscheiden sind. Da wo die hellen Areolen nur durch feine Protoplasmascheiden getrennt sind, erscheinen dieselben wegen der zahlreich eingebetteten Körnchen wie punktierte oder perlschnurartige Züge. In den kleineren und an Fettropfen weit ärmeren Zellen verliert sich die fragliche areoläre Struktur, indem nur ganz vereinzelte helle Kreise sich vorfinden: der Zellleib hat in diesem Falle ein dicht körniges Aussehen.

Der Kern liegt, wie schon gesagt, in den mittleren Teilen, doch durchaus nicht immer gerade im Zentrum der Zelle; häufig ist er auch etwas mehr exzentrisch gelegen. Im Vergleich zu der Zellgrösse ist der Kern vielmehr klein. Seine Formgestaltung kann rundlich, oval oder elliptisch ausfallen. Häufig ist die Umgrenzung des Kernes keine regelmässige, sondern etwas zackig und mit Einbuchtungen ausgestattet. Diese Veränderung ist gewiss von dem Reichtum des Zelleibes an Fettropfen abhängig, denn an den voll mit hellen Areolen gefüllten Zellen sieht man,

dass die Kreise bis hart an den Kern herantreten, und gar nicht selten kommt dabei eine Areole in eine Einbuchtung am Kernrande hereinzuragen. Nicht selten sind an den Kernen Veränderungen, die als Entartungserscheinungen zu deuten sind, wahrzunehmen. Die Kerne tingieren sich meist intensiv und mehr diffus; in den regelmässig umgrenzten Kernen sind noch tiefer gefärbte Nukleolen zu unterscheiden. Die eingebuchteten, unregelmässig umgrenzten Kerne nehmen eine mehr homogene Beschaffenheit an, und es treten in ihnen helle, vakuolenartige und scharf umgrenzte Gebilde auf, die ungefärbt bleiben.

Garnicht selten enthalten die fraglichen Zellen zwei Kerne, die sowohl ganz nahe beieinander, als auch in einiger Entfernung zu liegen kommen können. Im ersten Falle können sich die Kerne teilweise überdecken, oder sie sind so dicht aneinandergepresst, dass die leicht konvexe Fläche des einen Kernes in die entsprechende konkave Fläche des andern hineinkommt (Fig. 2a, b). Die zuletzt erwähnte gegenseitige Lage der Kerne deutet auf eine stattgefundene Kernteilung hin, wobei die Tochterkerne in intimer Berührung geblieben sind. Diese Kerne sind regelmässig umgrenzt und enthalten Nukleolen.

Man findet noch in manchen Zellen längliche in der Mittelregion eingeschnürte Kerne, wobei jede Hälfte einen Nukleolus enthält.

Diese Beobachtungen weisen darauf hin, dass in den fraglichen Zellen Kernteilung stattfindet, und es gilt nun die Art und Weise, nach welcher diese Teilung sich vollzieht, näher ins Auge zu fassen. Es lässt sich in dieser Hinsicht feststellen, dass dabei zwei Teilungsarten vertreten sind: die einfache direkte Teilung (Scissiparität) und ein anderer Teilungsmodus, bei dem sich auch Veränderungen an der Kernsubstanz abspielen und der als indirekte Segmentierung bezeichnet wird [Arnold[1]), Goeppert[2])].

Was zunächst die Befunde anlangt, die auf eine stattfindende einfache Segmentierung hindeuten, so beziehen sie sich auf das Vorkommen von tief beiderseits eingeschnürten Kernen, von Kernen, die nur noch durch eine dünne Zwischenschicht zusammen-

---

[1]) Beobachtungen über Kerne und Kernteilungen in den Zellen des Knochenmarkes. Virchows Archiv 193, 1883.

[2]) Kernteilung durch indirekte Fragmentierung in der lymphatischen Randschicht der Salamanderleber, Arch. f. mikr. Anat. 37, 1891.

hängen, und vollständig getrennten Kerne endlich, die aber in intimer Berührung sich befinden. Mag auch das Vorkommen von eingeschnürten Kernen durchaus nicht immer auf eine später eintretende amitotische Teilung hinweisen, und das Vorkommen von aneinanderhaftenden Kernen durchaus nicht notwendig eine vorher stattgefundene amitotische Teilung beweisen, in vielen anderen Fällen, da wo man die Zwischenstadien der direkten Segmentierung auffinden kann, ist man dennoch berechtigt, auf dieselbe zu schliessen. Diese Zwischenstadien sollen aber nicht in den mit zahlreichen Fettropfen schon beladenen Zellen zu suchen sein, sondern in den Zellen, die in der Fettmetamorphose weniger vorgeschritten sind. Bei dieser einfachen Segmentierung sieht man keine Veränderungen an der Kernsubstanz eintreten.

Bei dem anderen Teilungsmodus hingegen lassen sich einige Veränderungen an der Kernstruktur erkennen, obwohl von einer eigentlichen mitotischen Teilung keine Rede sein kann. Diese Kernteilung ist in der Fig. 4a veranschaulicht. Man sieht in diesem Falle, dass der Kern sich durch folgende Merkmale von den gewöhnlichen, im Ruhestadium sich befindenden Kernen unterscheidet: Er tingiert sich besonders lebhaft, und die Tinktion ist wesentlich eine diffuse. Die Nukleolen sind nicht mehr zu erkennen. Die Kernsubstanz scheint sich aus dicht aneinandergereihten Körnchen zusammenzusetzen. Eine äussere Randschicht, die an den ruhenden Kernen recht deutlich zu sehen ist, kann nicht mehr wahrgenommen werden. Die Teilung ist durch eine helle quer zu der Längsachse des Kernes gestellte Zwischenschicht angegeben. Man sieht noch einige Fäden durch dieselbe hindurch von einer Kernhälfte zu der andern ziehen. Die Kernfigur ist mit einer hellen obwohl schmalen Zone umgeben. Die Teilungsebene ist in diesem Falle quer zu dem Längsdurchmesser der Zelle orientiert. Es ist aber nicht immer der Fall. Man trifft Bilder an, die auch auf eine stattgefundene Kernteilung in der Längsachse der Zelle hinweisen, wie es die Fig. 4b veranschaulicht. Die Längsachse der Kerne entspricht in diesem Falle nahezu der Längsachse der Zelle. Die Kerne sind vollständig voneinander getrennt, weisen aber noch dieselben Strukturbesonderheiten auf: intensive Färbung, dicht granulierte Beschaffenheit, Nichtvorhandensein von Nukleolen und Kernrandschicht; eine schmale helle Zone umgibt die Kerne. Auffallend

ist dabei, dass die Kerne eine unregelmässige Gestaltung haben und wie mit kurzen Fortsätzen ausgestattet sind. Man könnte die Frage aufwerfen, ob es sich hier nicht um eine modifizierte und rudimentäre Dispiremphase handele. Dass die Teilung auch in Längsrichtung sich vollziehen kann, wird durch den Umstand verstärkt, dass auch ruhende aneinanderhaftende und in Längsrichtung der Zelle gerichtete Kerne aufzufinden sind.

Die Zellen, in welchen die beschriebene, sozusagen metabolische Kernsegmentation stattfindet, unterscheiden sich durch die Beschaffenheit des Zelleibes von den anderen Fettzellen derselben Art. Sie sind nur ganz arm an Fettkörnchen, und die vorkommenden Körnchen meist nur ganz fein (man vergleiche die Figuren 4 und 3). Der Zelleib hat eine ausgesprochene dichtkörnige Beschaffenheit, wobei ausser feinen Granulationen auch dickere und tingierbare vorkommen.

Es ist ferner die Frage zu erörtern, ob in diesen Zellen Centrosomen oder Gebilde, die als solche gedeutet werden, vorkommen. Was die vorgeschrittenen, reichliche Fettröpfchen enthaltenden Zellen anlangt, so ist die Beantwortung der Frage ungemein erschwert. Wegen der exquisiten areolären Zellstruktur und des Vorkommens in den Protoplasmascheiden von tingierbaren Granulis, wird das Aufsuchen von den als Centrosomen gedeuteten Gebilden sehr unsicher. In den Zellen aber, die nur ganz spärliche Fettkörnchen enthalten, lassen sich analoge Gebilde auffinden, wie es in der Fig. 3b dargestellt ist. In der Nähe des Kernes sieht man in diesem Falle ein helleres, obwohl nicht scharf umgrenztes Feld und in demselben zwei centrosomenähnliche Gebilde. Jedes von denselben besteht aber nicht aus einem einzigen Granulum; mit Immersionssystemen erkennt man an einem von denselben allerdings zwei direkt bei einander gelegene Körnchen, ein längliches Stäbchen bildend, während das andere Körperchen ein lappiges Aussehen hat und scheint aus zwei bis drei Körnchen sich zusammenzusetzen. Der Kern selbst ist tiefer als die gewöhnlichen Kerne tingiert. Die Beschaffenheit der Zelle ist ganz ähnlich derjenigen der weiter oben geschilderten Zellen, in welchen die metabolische Kernsegmentation wahrgenommen werden kann.

Es bleibt noch übrig, über das, was sich in betreff der Zellmembran beobachten lässt, zu berichten. An den nur spär-

liche Fettkörnchen enthaltenden Zellen, wobei der Zelleib die beschriebene dickkörnige Beschaffenheit hat, lässt sich eine Membran gewiss nicht wahrnehmen. Der Sachverhalt wird komplizierter in den mehr vorgeschrittenen Zellen, die eine deutliche areoläre Struktur aufweisen. Die Zellumgrenzung ist in diesem Falle viel schärfer gezeichnet. An Orceinpräparaten erscheint der Zellrand als ein deutlich gezeichneter, leicht gefärbter Saum, so dass das Vorhandensein einer besonderen Cuticularschicht keinem Zweifel unterliegen kann.

An den Präparaten, wo die geschilderten eigentümlichen Fettzellen sich vorfinden, kann man noch stellenweise die Bildung derselben auf Kosten von viel kleineren Zellen verfolgen. Der Umstand aber, dass man an denselben Stellen nicht nur besonders ausgewachsene, sondern noch in Bildung begriffene Fettzellen auffinden kann, weist darauf hin, dass von den schon ausgewachsenen eigentümlichen Fettzellen allerdings nicht alle als etwa regressiv umgebildete gewöhnliche Fettzellen gedeutet werden können. Wollte man die letztere Deutung annehmen, dann sollte man an denselben Präparaten die Übergangsstadien zwischen gewöhnlichen und regressiv metamorphosierten Fettzellen finden; davon ist aber in den Präparaten nichts zu sehen. Man findet die beschriebenen eigentümlichen Zellen und in Bildung begriffene Fettzellen. Es muss also in diesem Falle sich auch um einen etwas abweichenden Entwicklungsmodus handeln, wobei nicht die gewöhnlichen, sondern die geschilderten Fettzellen sich bilden, wobei also die Aufspeicherung des Fettes in den Zellen bei weitem eine nicht so reichliche ist. Die bei der Entwicklung der gewöhnlichen Zellen stattfindende Konfluenz der Fettropfen, die Bildung einer kompakten öligen Masse und das Verdrängen des Kernes nach der Peripherie — diese Vorgänge bleiben hingegen bei der Entwicklung der fraglichen Fettzellen aus; die Fetttröpfchen bleiben mit wenigen Ausnahmen vielmehr klein; der Kern behält die mehr zentrale oder nun wenig exzentrische Lage. Über die Ursachen dieses abweichenden Bildungsmodus der Fettzellen, und ob derselbe pathologischen Ursprungs sei, kann ich nichts bestimmtes angeben. Wie gesagt, handelt es sich um Tiere, deren mehrere Generationen im Laboratorium erzogen wurden.

In betreff nun der Beschaffenheit der viel kleineren Zellen, an denen die Fettmetamorphose verfolgt werden kann, ist folgendes wahrzunehmen.

Die kleinsten Zellen, in denen aber schon einige Fetttröpfchen zu erkennen sind, haben etwa 8—12 μ im Durchmesser und einen ca. 4.68—5.9 μ starken Kern. In betreff der Grössenverhältnisse findet man die Zwischenstadien bis zu den kleineren vollständig ausgebildeten Fettzellen der in Rede stehenden Art.

Die kleinsten, die Fettmetamorphose eingehenden Zellen sind von ziemlich wechselnder Gestaltung; man findet ovale, eiförmige, eckig abgerundete und auch längliche Formen. An einigen Zellen sind Fortsätze wahrzunehmen (Fig. 5a—d). Der ovale Kern ist regelmässig umgrenzt und enthält Nukleolen. Im Zelleibe sind schon Fettkörnchen zu finden; meist sind sie fein; es kommen aber auch dickere Fetttröpfchen vor. Eine Zellmembran ist nicht vorhanden.

Die grösseren Zellen dieser Art weisen ebenfalls namhafte Formabweichungen auf; man findet mehr regelmässig-ovale, sowie auch längliche, nach den Extremitäten hin sich verjüngende Zellen; an einigen sind noch Fortsätze zu erkennen (Fig- 5e—i). Die Fettinfiltration ist eine ungleichmässige; einige Zelleibteile enthalten reichliche, andere nur ganz spärliche Fettropfen. Bedeutende Unterschiede sind in betreff der Grösse der Fettropfen wahrzunehmen. Zu betonen ist noch, dass die so regelmässige Anordnung der Fettropfen, wie sie an manchen ausgewachsenen Zellen dieser Art vorkommt, an den fettbildenden Zellen vielmehr selten zu beobachten ist. Die noch in diesem Entwicklungsstadium vorkommenden Zellfortsätze, sowie die zarte Umgrenzung der Zellen beweisen, dass eine derbere Cuticularschicht noch nicht existiert Der Unterschied der Entwicklungsvorgänge im Vergleich zu der Bildung der gewöhnlichen Fettzellen wurde schon weiter oben betont.

Die am meisten mit Fettropfen beladenen und ausgewachsenen Zellen unterscheiden sich somit weit weniger von den fettbildenden Zellen (also von den jüngeren Stadien dieser Art Fettzellen), als es für die gewöhnlichen Fettzellen der Fall ist. Der Unterschied bezieht sich auf die weit mehr ausgesprochene, dicht angelegte areoläre Struktur des Zelleibes, die Bildung einer derberen Cuticularschicht, die Veränderungen degenerativer Art, die man an dem Kern wahrnehmen kann.

III. Amitotische Teilung der Bindegewebszellen.

Schon bei der vorher besprochenen eigentümlichen Fettzellart, war u. a. von amitotischer Kernteilung die Rede. Obwohl die hierher gehörenden Angaben tatsächlich nicht bestritten werden können, so bleibt dennoch die Wichtigkeit dieses Teilungsmodus für die Vermehrung der Zellen fraglich, weil ja die Angaben nur auf die Teilung der Kerne sich berufen. Ob aber auf diese Teilung die Teilung der Zellen folgt, ist dahingestellt geblieben. Es kann ferner noch eingewendet werden, wie schon hervorgehoben, dass die fraglichen Fettzellen vielleicht an irgend welchen pathologischen Zustand gebunden sind.

Die amitotischen Vorgänge, von denen nun die Rede sein wird, sind hingegen ganz einwandfrei, indem sie sich auf durchaus ganz normal aussehende Bindegewebszellen beziehen und indem ausser der Kernteilung auch die Zellteilung festgestellt werden konnte.

Die Präparate stammen von demselben Untersuchungsobjekte, dem Unterhautgewebe der weissen Ratte, und wurden nach der beschriebenen Methode mit Osmium-Kaliumbichromat fixiert, dann teils mit Hämatoxylin, teils mit Alaunkarmin gefärbt und in Balsam aufbewahrt.

Zahlreiche Bindegewebszellen, die mit dem Namen platte Bindegewebszellen allgemein bezeichnet werden, sind bei diesem Verfahren in recht gut fixiertem und ausgebreitetem Zustande in den Präparaten zu finden.

Fassen wir zunächst die Beschaffenheit der Zellen, auf welche die folgende Schilderung sich bezieht, etwas näher ins Auge.

Die Beschreibung der platten Bindegewebszellen (cellules conjonctives plates), so wie wir sie in dem Ranvier'schen Buche [1]) finden, ist gewiss für die Mehrzahl der Bindegewebszellen aus dem Unterhautgewebe der weissen Ratte nicht besonders zutreffend. „Certaines de ces cellulles" — lesen wir an der angegebenen Stelle — „ont exactement la forme des cellules endothéliales, c'est à dire qu'elles sont minces, polygonales et régulières; d'autres présentent un ou plusieurs prolongements à l'aide desquels elles s'anastomosent " Die Figuren beziehen sich auf das Unterhantgewebe des Hundes.

---

[1]) Traité technique d'Histologie. 2. édit., 1889, p. 279, Fig. 126.

Von den zahlreichen, in jedem Präparate sich vorfindenden Bindegewebszellen, wie viele haben denn „genau die Form der Endothelzellen“, d. h. die „regelmässig-polygonale“ Gestaltung? Ich muss gestehen, ich habe solche regelmässig-polygonale Bindegewebszellen im Unterhautgewebe der weissen Ratte nicht finden können, ohne damit das Vorkommen von Zellen endothelialer Natur anfechten zu wollen. Die Zellformen, die sich im Unterhautgewebe vorfinden, weisen eine grosse Mannigfaltigkeit auf, und es ist nicht meine Absicht, an dieser Stelle die Schilderung der verschiedenen Varietäten, die man unterscheiden kann, zu unternehmen. Es soll hier nur von amitotischer Teilung der flacheren und gestreckteren Bindegewebszellen die Rede sein; die abgerundeten und ihrer Form nach den Lymphkörperchen sich nähernden Zellen, an denen ebenfalls einfache Kernsegmentation wahrzunehmen ist, sollen absichtlich in diesem Momente nicht berücksichtigt werden.

Die flacheren und gestreckteren Bindegewebszellen, auf die es hier ankommt, und die von anderen Zellarten, wie Endothelien, Plasmazellen, Lymphzellen, Riesenzellen, deutlich zu unterscheiden sind, haben bald die Form einer abgeflachten Spindel, bald sind sie bandförmig gestaltet, oder haben noch die Form einer in die Länge gezogenen Schuppe. Die abgeplattet-spindelförmigen Zellen sind zahlreich vertreten, breitere und schmälere Formen kommen vor. An den besonders typischen Zellen dieser Art sind die Extremitäten zugespitzt; an anderen mehr abgestumpft. Die randförmigen Zellen sind meist namhaft länger als breit; es kommen aber auch gedrängtere Formen vor. Der lamellenartig ganz abgeflachte Zelleib ist dünn und zart, und häufig kommen an demselben hellere und dunklere, in die Länge gerichtete Bänder oder Streifen zur Anschauung. Diese Streifen entsprechen dickeren und dünneren Zellteilen, die augenscheinlich durch die Beziehungen der Zellen zu den Bindegewebsfasern bedingt sind. Die Lamellen sind häufig etwas eingerollt. Nach den Extremitäten hin verhalten sie sich in ziemlich abweichender Weise. Bald sind die Enden etwa nur leicht zackig, bald kommen deutliche Fortsätze zu Stande; zwei und sogar einige Zipfel oder Fortsätze können wahrgenommen werden. Nicht selten sind dieselben in den Präparaten gebogen oder eingerollt. An den typischen spindelförmigen Zellen sind hingegen die soeben er-

wähnten helleren und dunkleren Längsstreifen, wenigstens in der Regel, nicht zu beobachten. Der Kern ist länglich-oval in den mehr spindelförmigen; rundlich-oval in den bandförmigen Zellen. In den breiteren platten Zellen kann der grosse Kerndurchmesser auch quer zur Längsaxe der Zelle gerichtet sein. An den bandförmigen Zellen sieht man durchaus nicht selten, dass die weiter oben besprochenen helleren Längsstreifen auch am Kerne sich abdrucken. Nach Fixierung mit Osmium-Kaliumbichromat und Färbung mit Hämatoxylin fällt die Tinktion nicht besonders elektiv in betreff des Kernnetzes, auch die Zwischensubstanz wird mitgefärbt, so dass das fragliche Verfahren für das Studium der Kernfäden nicht günstig ist. Aus demselben Grunde musste auch die Centrosomenfrage ausser Acht gelassen werden. Zentralkörperchen an Bindegewebszellen wurden von Flemming[1]) im Bauchfell des Salamanders, von Hansemann[2]) im Mesenterium von neugeborenen Katzen und Kaninchen, von Spuler[3]) in subkutanem Bindegewebe menschlicher Embryonen beschrieben.

An den Bindegewebszellen nun lässt sich amitotische Kernteilung und auch Teilung des Zelleibes feststellen; es handelt sich somit um einen Teilungsprozess, der die Zellvermehrung zur Folge hat.

Was zunächst die Kernteilung anlangt, so kann sie sowohl in Quer- als in Längsrichtung (im Verhältnisse zur Längsachse der Zelle) zu Stande kommen.

Die Querteilung scheint namentlich häufiger in den schmäleren und spindelförmigen Bindegewebszellen vorzukommen (Fig. 6a, c). Man findet in diesen Zellen längliche, in der Mitte eingeschnürte Kerne (Mantelform); in jeder Hälfte findet man Nukleolen. Nach einer Seite von der Einschnürungsstelle erkennt man in der Regel ein kleines und heller erscheinendes Körperchen. An den nach der weiter oben angegebenen Methode behandelten Präparaten ist das fragliche Körperchen ganz durchsichtig und ungefärbt, so dass es nicht möglich ist, die Natur desselben genauer anzugeben. An der stattfindenden einfachen

[1]) Attraktionssphären und Zentralkörper in Gewebszellen und Wanderzellen. Anatom. Anzeiger, VI. 1891.

[2]) Über Centrosomen und Attraktionssphären in ruhenden Zellen, Anat. Anzeiger, VIII. 1893.

[3]) Beiträge zur Histiologie und Histiogenese der Binde- und Stützsubstanz, Anat. Hefte von Merkel und Bonnet, 1896.

Teilung kann man nach den Bildern, die in der Fig. 6 a veranschaulicht sind, doch wohl kaum zweifeln. Der grosse in die Länge gezogene Kern ist deutlich halbiert; eine helle Spalte trennt die beiden Kernteile, die nicht die gleiche Grösse zu haben scheinen. Auch hier tritt in unmittelbarer Nähe der Einschnürung eine hellere Stelle auf. Die Ränder im Bereiche der Teilungsflächen sind etwas unregelmässig gezeichnet und etwa in der Mitte stehen sie noch durch einen feinen Faden im Zusammenhang. Der Kern ist zwar ziemlich intensiv tingiert, doch lassen sich besondere Veränderungen der Kernsubstanz nicht erkennen und die Umrandung des Kernes ist scharf gezeichnet. Nur sind die im Inneren jeder Hälfte sichtbaren und tiefer tingierten chromatischen Teile nicht rund, sondern in die Länge gezogen; man unterscheidet deren zwei in jeder Kernhälfte. Dass es hier um eine amitotische Kernteilung ankommt, kann somit keinem Zweifel unterliegen, doch kommt sie nicht vollständig nach dem alten Schema zustande. In der Tat ziehen sich die beiden Kernhälften nicht in eine feine Spitze aus; die dicht beieinander liegenden Flächen haben noch eine beträchtliche Breite, trotz der erkennbaren Einschnürung, und sind wie halbiert. Die Trennung der Kernhälften vollzieht sich also nicht durch die graduelle Verschmälerung der Verbindungsbrücke, sondern durch einen anderen Mechanismus, wobei eine heller erscheinende Trennungsebene entsteht.

Noch deutlicher kommt die Halbierung des Kernes ohne merkbare Einschnürung zur Anschauung im Falle der Kernteilung in der Richtung der Längsaxe der Zelle. In der Längsmittelebene des Kernes bildet sich eine helle, scheibenförmige Zwischenschicht (Fig. 6 d, i, k, l). Sie kann auch etwas schief zur Längsachse der Zelle gerichtet sein Im Mittelpunkte dieser Zwischenschicht unterscheidet man zuweilen (und zwar nicht selten) ein abgerundetes, ebenfalls hell erscheinendes Körperchen. Beiderseits von dieser Zwischenebene treten am Kerne keine merkbaren Veränderungen hervor; die äussere Kernumgrenzung bleibt scharf gezeichnet; an der Tingierung und der Struktur des Kernes lässt sich ebenfalls keine charakteristische Änderung erkennen. In dieser Zwischenebene findet die Halbierung des Kernes statt. Dieser Schluss wird durch den Umstand gestützt, dass an anderen analogen Zellen zwei genau an einander passende und ganz ge-

trennte Kernhälften wahrzunehmen sind, wobei die hellere Zwischenschicht doch noch zu unterscheiden ist. Die zu einander gewendeten Kernflächen können auch einige leichte Krümmungen aufweisen.

Es können ferner Bilder aufgefunden werden, aus denen es sich ergibt, dass die Kernteilung von der Teilung des Zellleibes gefolgt wird. In der Trennungsebene des Kernes tritt nämlich im Zellleibe eine heller erscheinende Zwischenschicht, die wie ein heller Streifen aussieht und im Anfange nur nach einer Seite hin angedeutet sein kann. Man findet ferner Zellen, die zwei nahe bei einander liegende längliche Kerne enthalten, während am Zellleibe die fragliche helle Trennungsebene der Längsaxe entlang sich verfolgen lässt (Fig. 6 b, l). An einer der Zellextremitäten kann noch die fragliche helle Schicht undeutlich werden. An noch anderen Zellen ist die Trennung des Zellleibes noch schärfer und vollständiger zu beobachten (Fig. 6 g). Die zwei längs gespaltenen Tochterzellen haften noch aneinander, aber eine helle und breiter gewordene Schicht trennt in recht deutlicher Weise die Zellen.

Wenn auch die beschriebenen Beobachtungen, wie mir scheint, auf die einfache Kern- und Zellsegmentierung in unzweideutiger Weise zu schliessen erlauben, so können dennoch gegen einige der veranschaulichten Bilder Einwände erhoben werden. Es wurde schon weiter oben betont, dass an den platten, bandförmigen Zellen häufig helle Streifen wahrzunehmen sind, dass dieselben dünneren Stellen des Zellleibes entsprechen und allem Anscheine nach durch den Druck der umgebenden Fasern bedingt sind. Solche hellere Streifen sind auch an den Kernen wahrzunehmen und können durch dieselbe Ursache bedingt sein. Es liegt hier gewiss eine Irrtumsquelle vor, die man bei der Deutung der auf eine Halbierung hinweisenden Befunde nicht ausser Acht lassen soll. Der Kern kann durch den Druck der vorbeiziehenden Fasern an einer Stelle wie geteilt erscheinen und dasselbe gilt auch für den Zellleib. Trotz dieser Möglichkeit werden die in Frage stehenden Befunde kaum anders gedeutet werden können, als die Folge einer einfachen Segmentierung des Kernes und des Zellleibes. Die in den Figuren 6 k, i, b, g veranschaulichten Bilder scheinen mir in dieser Hinsicht diesen Schluss in unzweideutiger Weise zu stützen, wobei die sich voll-

ziehende Trennung des Zelleibes vermittelst einer heller erscheinenden Zwischenschicht klar zutage tritt.

In betreff der amitotischen Kernteilung ist ferner noch hervorzuheben, dass in den Bindegewebszellen auch Kerne wahrzunehmen sind, die einseitig durch eine tief eindringende schmale Furche gespalten sind, so dass die Kernhälften nur durch ein einseitig gelegenes Verbindungsstück zusammenhängen (Fig. 6f). Es ist höchst wahrscheinlich, dass es hier ebenfalls um Kerne, die sich amitotisch teilen, ankommt.

Obwohl es hier nicht der Platz ist, die Frage der Amitose von einem allgemeineren Standpunkte zu behandeln, ist es doch angemessen, einige in letzterer Zeit bekannt gewordene und auf andere Zellarten der Wirbeltiere sich beziehende Beobachtungen über amitotische Teilung zu erwähnen, um zu beweisen, dass zwischen denselben und den hier geschilderten Beobachtungen in Einklang stehende Punkte zu finden sind und dass die einfache Segmentierung durchaus nicht immer nach dem älteren Schema stattfindet.

So sind ähnliche Beobachtungen von Regaud[1] beschrieben worden, die sich auf die Sertolischen Zellen der Ratte, nach Untersuchung aber von Schnittpräparaten, beziehen. Dieser Schilderung gemäss entsteht zuerst am Kerne der genannten Zellen eine Trennungsscheide („cloison de refend“), die, von der Kernmembran ausgehend, immer mehr in die Tiefe greift. Erst später bildet sich im Bereiche der Trennungsebene eine Spalte, die nur an der Oberfläche etwas breiter, sonst sehr eng ist. Indem die Spalte immer mehr in die Tiefe greift, wird der Kern in zwei Teile gespalten. Die Berührungsflächen sind bald gerade, bald leicht gewunden. Das Resultat inbetreff des Nukleolus kann hier wegen der Verschiedenheit der Struktur des Kernes nicht hinzugezogen werden.

Es ergibt sich somit eine gewisse Analogie zwischen diesem Teilungsmodus und demjenigen, der hier an den Kernen von gewissen Bindegewebszellen beschrieben wurde, doch decken sich die Befunde durchaus nicht vollständig. Nach Regaud soll in den Kernen der Sertolischen Zellen, an der zukünftigen Trennungsebene, zuerst eine Scheidewand entstehen. Aller-

[1]) Quelques détails sur la division amitotique des noyaux de Sertoli chez le rat. Ergänzungsheft zum XVIII. Bd. des Anatom. Anzeigers 1900.

dings ist dieser Punkt an den Kernen der in Betracht gezogenen Bindegewebszellen nicht leicht zu kontrollieren. Doch sieht man an diesen Kernen, wie beschrieben, im Beginne der Spaltung, das Auftreten einer helleren Zwischenschicht. Zu beiden Seiten derselben ist im Anfange die Umgrenzung der Kernhälften durchaus nicht an allen Stellen gleich scharf gezeichnet. Zwischen etwas erweiterten Regionen der hellen Zwischenschicht kommen engere durch Vorsprünge der Trennungsflächen bedingte Stellen vor; an einigen Kernen kann man noch zwischen den Trennungsflächen ein helleres und etwa rundlich gestaltetes Körperchen wahrnehmen. Diese Eigentümlichkeiten lassen sich doch schwerlich mit dem Vorhandensein einer Scheidewand zwischen den Kernhälften vereinigen. Auch inbetreff der Teilung des Zellleibes scheinen nach Regaud die Sertolischen Zellen sich anders zu benehmen, indem in normalen Verhältnissen es zu einer eigentlichen Teilung des Zellleibes nicht kommt; nur viel später kann sich um einen der aus der Spaltung des primitiven Kernes hervorgegangenen Kerne eine getrennte Protoplasmaschicht differenzieren, während wir hier, an den Bindegewebszellen, auch die Teilung des Zelleibes vermittelst einer helleren Zwischenschicht wahrnehmen.

Auch Bouin[1]) hat eine einfache Kernspaltung an den Sertolischen Zellen (beim Meerschweinchen) beschrieben und zwar in pathologischen Verhältnissen, nach Unterbindung namentlich der Samenausführwege. In betreff des Mechanismus der Spaltung ist er der Meinung, dass sie durch eine Einstülpung der Kernmembran bedingt ist. Diese Einstülpung schreitet von einem Teile der Kernoberfläche immer weiter fort, bis sie die entgegengesetzte Fläche begegnet. Die Spaltung der Kerne soll nie vor der Teilung des Zellleibes gefolgt sein. Vom Rath[2]) hat noch früher amitotische Kernteilung vermittels einer Kernplatte beschrieben. Nur die sich auf Wirbeltiere beziehenden Angaben sollen hier näher besprochen werden. Der zuletzt erwähnte Modus der Kernspaltung wurde namentlich von vom Rath an den Spermatogonien aus dem Salamanderhoden wahrgenommen (vrgl. die Fig. 37, Taf. III seiner Abhandlung). An dem ellipsoidischen

---

[1]) A propos du noyau de la cellule de Sertoli, Bibliographie anatomique. 1899.

[2]) Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. LX, 1895.

Kerne der abgebildeten Zelle ist gar keine Einschnürung zu sehen, wenngleich eine schmale Zwischenschicht die beiden Kernhälften trennt. Im Kerne sind einige besonders dicke Körner eingezeichnet, allem Anschein nach Nukleolen; während in einer Kernhälfte die Nukleolen eine regelmässig rundliche Gestaltung haben, ist dieser Körper in der anderen Hälfte unregelmässig gestaltet und mit Fortsätzen ausgestattet. Inbetreff der Zahl. Grösse und Lage der Nukleolen ist keine symmetrische Anordnung zu sehen. Zu betonen ist ferner, dass zu beiden Seiten der Trennungsebene, dicht an der Oberfläche von jeder Kernhälfte, eine Sphäre zu liegen kommt. Eine Beziehung zwischen der Kernspalte und den Sphären ist an diesem Objekte nicht ersichtlich. An anderen Zellarten, und namentlich Leukocyten aus dem Bauchfell der Salamanderlarve, wo aber die Kernamitose durch Einschnürung beschrieben wird, sieht man im Gegenteil an mehreren Figuren die Sphäre in einer tiefen Einbuchtung des Kernes zu liegen. Es sei dabei bemerkt, dass strahlenförmige und ein Zentralkörperchen enthaltende Sphären in Leukocyten, deren Kerne direkte Fragmentierung aufwiesen, schon vorher von Flemming[1]) (bei Salamanderlarven) beschrieben wurden. Ganz eigentümlich gestaltete und namentlich ringförmige Sphären hat Meves[2]) an den Spermatogonien des Salamanders beschrieben, wobei die Kerne die amitotische Teilung durch Einschnürung aufwiesen; die ringförmige Sphäre entsprach gerade der eingeschnürten Stelle des Kernes.

Es ist natürlich damit noch nicht gesagt, dass auch bei der amitotischen Kernteilung die Sphäre beständig eine aktive und unentbehrliche Rolle spielt, obwohl einige von den in der Literatur befindlichen Angaben diesem Schlusse nicht entgegengesetzt stehen. Vom Rath insbesondere betont den Umstand, „dass bei Amitosen der Sexualzellen und auch bei denen der Somazellen von Amphibien eine grosse Mannigfaltigkeit der Gestalt, Grösse, Zahl und Anordnung der Attraktionssphären und ebenso der Zentrosomen beobachtet wurde" (s. 61).

Um nun zu der amitotischen Kernteilung vermittels Kernplatte zurückzukehren, ist zu betonen, dass vom Rath die auf die

[1]) Über Teilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attraktionssphären, Arch. f. mikr. Anatomie, 37, 1891.

[2]) Über amitotische Kernteilung in den Spermatogonien des Salamanders und Verhalten der Attraktionssphäre bei derselben, Anat. Anzeiger, VI, 1891.

Kernteilung folgende Zellteilung als sehr unwahrscheinlich hinstellt und schreibt wörtlich: „Ich muss hier hinzufügen, dass ich bis jetzt niemals Amitosen mit Zellplattenbildung sondern nur mit Kernplattenbildung vor Augen gehabt habe, damit will ich gewiss nicht solche Amitosen mit Zellplattenbildung in Abrede stellen, zumal dieselben bereits von verschiedenen glaubwürdigen Autoren beschrieben wurden." (S. 17).

Was nun die Tragweite der amitotischen Kernteilung überhaupt anlangt, so meint vom Rath, dass sie den degenerierenden Zellen zu eigen kommt. Auf eine amitotische Kernteilung können noch einige analoge Teilungen (eventuell auch Zellteilungen) folgen, eine regenerative Rolle fällt derselben nicht zu, denn die Zellen gehen zu Grunde. Auch verlieren die aus der Amitose hervorgegangenen Kerne die Fähigkeit, sich ferner nach den Vorgängen der Karyokinese zu vermehren. „Alle Zellen" — lesen wir wörtlich in der zitierten Abhandlung —, „welche einmal amitotische Kernteilung erfahren haben, können sich unter keiner Bedingung mehr amitotisch teilen, sie gehen vielmehr einem sicheren Untergang entgegen, doch können die Kerne sich vielleicht vorher noch einmal oder einige Male amitotisch teilen." (S. 19).

In betreff der rinnenförmigen Spaltung des Zellleibes bei der Amitose, ohne in die Länge gezogene Einschnürung, finden wir Angaben, die sich auf die Riesenzellen beziehen, bei van der Stricht und M. Heidenhain.

Van der Stricht[1]) äussert sich folgendermassen: „La séparation protoplasmique peut se produire aussi, non par étranglement, mais par l'apparition d'une rainure, d'une fente". (S. 88).

M. Heidenhain[2]) findet, dass in den Riesenzellen die amitotische Teilung „allemal am Protoplasma beginnt," oder wenigstens, dass die Veränderungen am Zelleib mit denen des Kernes Hand in Hand gehen." (S. 625—626). Die Teilung kann in zweierlei Weise zu Stande kommen: „Einmal findet man Riesenzellen, welche samt ihrem Kern stark in die Länge gezogen sind und mehr oder weniger hochgradige Einschnürung des

---

[1]) Verhandl. d. X. Internat. medizin. Kongresses zu Berlin 1890.

[2]) Neue Untersuchungen über die Zentralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anatomie. 43. 1894.

Zellenleibes zeigen." Bei einer zweiten Klasse von Amitose wird die „Gesamtform der Mutterzelle gewahrt und die Zweiteilung beginnt mit einer mehr spaltförmigen Einsenkung, welche wohl immer einerseits an der Zelle beginnt und erst späterhin um den ganzen Umfang derselben fortschreitet. Man findet häufig Zellen, bei denen einerseits ein scharfer Einschnitt durch das Zellenprotoplasma hindurch bis auf die Oberfläche des Kerns hinabreicht. Diesen Einsenkungen folgt die Zellenmembran, so dass in den letztgedachten Fällen Kernmembran und Zellenmembran einander zu berühren scheinen" (S. 626).

Ob dabei an den Kernen die Teilung sich in analoger Weise vollzieht, wird nicht näher erörtert.

Wir finden also hier inbetreff der Zellteilung die Angabe über das Eindringen der Zellmembran in eine Einsenkung des Zelleibes, also analog den bei der Kernspaltung von Regaud und Bouin beschriebenen Befunden.

Die weiter oben gemachten Einwände gegen die von den zuletzt erwähnten Autoren gegebene Schilderung der Kernspaltung, können auch in betreff der Zellleibspaltung hervorgehoben werden. Wie beschrieben und abgebildet, bemerkt man im Bereiche der Trennungsebene des Zelleibes eine helle Zwischenschicht, ohne dass dabei eine membranöse scharf gezeichnete Bildung wahrzunehmen sei.

Obwohl einige von den zitierten Beobachtungen sich auf Amitose in pathologischen Zuständen beziehen und nur die Kernteilung, nicht die Zellteilung betreffen, so ist dennoch, in Hinsicht auf andere Befunde, die Deutung der Amitose im Sinne eines pathologischen oder degenerativen Prozesses bei weitem nicht als genügend begründet zu betrachten.

Die hier geschilderten Beobachtungen über die einfache Teilung, die nicht nur den Kern, sondern auch den Zelleib betrifft und somit die Zellvermehrung zur Folge hat, liefern neue Belege zur Frage über die Wichtigkeit der amitotischen Teilung in normalen Geweben

Wollte man den degenerativen Charakter der Amitose auch hier aufrecht erhalten, so könnte man allerdings einwenden, dass es sich um amitotisch sich teilende Bindegewebszellen handelt, die aber schon ihrem Untergange entgegengehen, und sich dabei auf folgende Prämissen stützen: Die Bindegewebszellen

(oder genauer gesagt, eine Art Bindegewebszellen) nehmen, wie eine Reihe von neueren Beobachtungen beweisen, einen direkten Anteil an der Bildung von bindegewebigen und elastischen Fasern. Wenn diese Zellen nun ihre plastische Funktion vollendet oder eingebüsst haben, so fallen sie vielleicht oder sogar wahrscheinlich der Entartung anheim. Die Bindegewebszellen, von deren amitotischen Teilung hier berichtet wird, würden gerade diesem Stadium der Zellevolution entsprechen. Eine solche Voraussetzung würde aber als ganz hypothetisch zu betrachten sein. Dass die Zellen, die in den Figuren 6a und 6g veranschaulicht sind, als später der Entartung anheimfallende anzusehen sind, muss zuerst mit triftigen Gründen bewiesen werden, und noch mehr, es muss zuerst die Methode aufgefunden werden, nach welcher man die eventuelle später eintretende Degeneration mit Sicherheit voraussagen könnte. Bis aber dies geschehen ist, wird man der Amitose auch eine regenerative Rolle nicht absprechen können.

Erklärung der Figuren auf Tafel XVIII.

Alle Figuren beziehen sich auf die weisse Ratte.

Fig. 1*a*—*d*. Plasmazellen; gezeichnet bei Seiberts homog. Imm. 1/12, Oc. II; Abbéscher Zeichenapparat.

a und *b* aus dem Mesenterium. Müllersche Flüssigkeit, Alkohol-Orceinfärbung. Balsam.

c und *d* aus dem Unterhautgewebe. Osmium-Kaliumbichromat. *c* = Hämatoxylinfärbung. *d* = Alaunkarmin.

Fig. 2*a*—*c*. Fettzellen aus dem Unterhautgewebe. Osmium-Kaliumbichromat. Gez. bei Reicherts Apochrom. 3 mm. *a* = Glyzerinpräparat. *b* und *c* = Färbung mit Alaunkarmin. Balsam; nur einige feine Fetttropfen (schwarz gefärbt) ungelöst geblieben.

Fig. 3. Dieselbe Art Fettzellen. Osmium-Kaliumbichromat. Gez. bei Seiberts homog. Imm. 1/12, Oc. II. Orceinfärbung. Balsam. Fetttropfen gelöst. In der Zelle bei *a* einerseits vom Kerne ein heller Hof, in dem zwei Körnchen enthalten sind.

Fig. 4*a*—*b*. Dieselbe Art Fettzellen. Behandlungsmethode wie in Fig. 3. gez. bei Reich. Apochrom. 3 mm. Näheres im Text.

Fig. 5*a*—*i*. Verschiedene Entwicklungsstadien der in Frage stehenden Fettzellen Gez. bei Seib. Wasserimmersion 7, Oc. O.

Fig. 6*a*—*l*. Bindegewebszellen aus dem Unterhautgewebe. Osmium-Kaliumbichromat. Alaunkarmin oder Hämatoxylin. *f* und *l* bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet (Seib. Wasserimm. 7, Oc. I); die übrigen Figuren bei Reich. Apochrom. 3 mm. Näheres im Text.

Aus dem histologischen Laboratorium an der Universität Lausanne.

Epithelstudien am dritten Augenlide einiger Säugetiere.

Von

Richard Koch, stud. med.

Mitgeteilt von Prof. **N. Loewenthal.**

Hierzu Tafel XIX.

Einleitende Bemerkungen.

Die vorliegende Untersuchung bezweckt den Bau des sogenannten gemischten — oder Übergang-Epithels — eingehender kennen zu lernen und zwar hauptsächlich am dritten Augenlide einiger Säugetiere. Zwar liegen schon mehrere Arbeiten über die Struktur des Epithels der Augenlider im allgemeinen vor, doch ist nicht zu bestreiten, dass die feineren Strukturverhältnisse des Epithels und besonders der isoliert dargestellten Zellen eine allgemeinere Würdigung noch nicht gefunden haben.

Das gewählte Untersuchungs-Objekt ist nämlich besonders geeignet, die Übergangsformen von geschichteten Plattenepithelien zu Zylinderepithelien zu veranschaulichen und die besondere Varietät, die als gemischtes oder Übergangsepithel bezeichnet werden kann, festzustellen, da man in der Tat am dritten Augenlide der Säugetiere auf einer verhältnismässig geringen Raumfläche eine Anzahl von namhaft abweichenden Epithelformen nebeneinander findet. Es sei beiläufig bemerkt, dass die Benennung selbst „gemischtes Epithel", die in der Literatur der letzten Zeit weniger angewendet wird, schon von C. Krause in seinem „Handbuche der menschlichen Anatomie" 1842 (I. Bd. 2. Teil, 2. Aufl., pag. 514) gebraucht wurde. Allerdings will er hiermit keine besondere Epithel-Varietät aufstellen, sondern nur damit sagen, dass in derselben Epithelfläche abwechselnd geschichtetes Pflasterepithel und geschichtetes Zylinderepithel vorkommt.

Wir haben uns bei dieser Untersuchung in erster Linie der Zupfmethoden bedient, um die genauere Gestaltung der einzelnen Zellen kennen zu lernen; denn die Schnittmethoden können schon von vornherein nicht geeignet sein, über diesen Punkt

eingehendere Auskunft zu geben, insofern natürlich es sich nicht um imprägnierte Präparate handelt. Erst wenn man die Zellen vollständig isoliert hat und dieselben in verschiedener Lage beobachten kann, lässt sich eine klare Vorstellung über ihre körperliche Gestaltung gewinnen. Wir haben uns, wie weiter unten auseinander gesetzt wird, ausserdem überzeugt, dass z. B. feine Zellfortsätze, die zwischen benachbarten Zellen zu liegen kommen, auf Schnitten leicht oder sogar gänzlich übersehen werden können.

Doch haben wir auch reichlich Schnittpräparate benutzt, um die topographische Anordnung der Zellen und Zellschichten zu studieren, denn in dieser Hinsicht sind die Schnittmethoden selbstverständlich unentbehrlich.

Die Formveränderungen des gemischten Epithels berühren hauptsächlich die oberflächliche Zellage, und es hat sich erwiesen, dass diese Zellen besonders geeignet sind, einige Strukturverhältnisse und namentlich die Rippenbildung an Epithelzellen zu veranschaulichen, obwohl auch an Zellen tieferer Schichten derartige Bildungen zu finden sind. Die fraglichen Rippenbildungen stehen gewiss mit dem reichlichen Vorkommen von Becherzellen im Augenlidepithel in Verbindung. Auch in betreff der Becherzellen ist das Epithel des dritten Augenlides als günstiges Untersuchungs-Objekt zu bezeichnen, und es lassen sich an demselben einige weiter unten näher geschilderte Strukturen demonstrieren. Um einige Besonderheiten, die aber nicht an allen Becherzellen darzustellen sind, zu begründen, mussten wir noch Becherzellen anderer Herkunft hinzuziehen.

Wir schreiten zuerst zu der Beschreibung eigener Befunde. Dann werden wir die gewonnenen Resultate mit Ergebnissen älterer Arbeiten vergleichen und die abweichenden oder bis jetzt nicht genügend berücksichtigten Befunde hervorheben.

Untersuchungsmethoden.

I. Zupfpräparate.

Das dritte Augenlid vom Kaninchen und der Katze wurde sofort nach dem Tode des Tieres ausgeschnitten und in Drittelalkohol eingelegt.

Nach etwa 12 bis höchstens 24 Stunden wurde das gelockerte Epithel mit dem Spatel abgenommen und dann auf dem Objektglase zerzupft. Die Epithelien wurden hierauf auf dem Objekt-

glase mit folgenden Farbstoffen gefärbt: Methylviolett, Methylgrün, Gentianaviolett und Pikrokarmin (Natronpikrokarmin). Die angewandten Farbstoffe eignen sich nicht in gleicher Weise für die Darstellung der Zellstruktur. Für rasche Färbungen gibt Methylviolett besonders empfehlenswerte Resultate. Nicht nur der Kern, sondern auch der Zelleib wird gefärbt, wobei einige Protoplasmastrukturen besonders deutlich hervortreten. Von einer ½proz. wässerigen Methylviolettlösung wurden einige Tropfen in einer Urschale destillierten Wassers verdünnt. Von dieser Lösung wurden 1—2 Tropfen dem Präparate zugesetzt und mit einem Glasstabe herumgerührt, um den Farbstoff mit dem Drittelalkohol gleichmässig zu vermischen. Konzentriertere Lösungen färben viel zu intensiv.

Gentianaviolett kann ebenfalls mit gutem Erfolge angewendet werden. Besonders geeignet ist dieser Farbstoff für die Darstellung von gröbereren Granulationen in den Schleim- resp. Becherzellen, wie weiter unten genauer beschrieben werden wird.

Methylgrün in essigsaurer Lösung färbt zwar rasch und schön die Kerne, eignet sich aber weniger gut, als die vorher genannten Farbstoffe, für die Darstellung von Protoplasmastrukturen.

Nach stattgefundener Färbung mit den erwähnten Mitteln, können die Präparate sofort untersucht werden, wobei es natürlich angemessener ist, die Präparate provisorisch zu umranden, sowohl um die Verschiebung des Deckgläschens zu verhindern, als auch die Präparate vor Verdunstung zu schützen. Es können aber in solcher Weise dargestellte Präparate auch eine längere Zeit aufbewahrt werden, indem man an den Rand des Deckgläschens 1—2 Tropfen verdünntes Glyzerin hinbringt und allmählich in das Präparat eindringen lässt. Die Färbung verliert dabei gewöhnlich an Intensität. Was nun Pikrokarmin anlangt, so ist diese Färbungsmethode, trotzdem sie in der neueren Zeit weniger gebraucht wird, mit gutem Erfolge anzuwenden. Wenn auch die Färbung langsamer fortschreitet und einige Kernstrukturen überhaupt zur Anschauung nicht gelangen lässt, so hat sie doch den Vorteil, dauerhaftere und gleichzeitig demonstrative Übersichtspräparate liefern zu können. Um Dauerpräparate anzufertigen, wird, wie bekannt, ein wenig angesäuertes Glyzerin zugesetzt. Unter solchen Bedingungen tritt der Nucleolus besonders scharf

hervor. Der Kern erscheint blasser gefärbt. Der Zelleib von vielen Zellen, und hauptsächlich von den oberflächlich liegenden abgeplatteten Zellen, nimmt eine schwach gelbliche Färbung an.

Ungefärbte Zupfpräparate wurden ebenfalls untersucht.

Die so hergestellten Zupfpräparate wurden hauptsächlich dazu benutzt, um über die wahre äussere Gestaltung der Zellen resp. ihre gegenseitige Verbindung ins Klare zu kommen, nicht aber um die feinere Struktur zu studieren, obwohl auch bei dieser Behandlung einige Protoplasmastrukturen, und zwar namentlich in Becherzellen, recht gut hervortreten und erhalten bleiben.

Dass bei der Behandlung mit Drittelalkohol mehr oder weniger eingreifende Veränderungen der Zellen eintreten können, ist nicht zu bestreiten.

Insbesondere kann man in dieser Hinsicht das Auftreten von vakuolenähnlichen Gebilden im Zellkörper und zwar oft in unmittelbarer Nähe des Kernes hervorheben, eine Veränderung, die besonders bei der Färbung mit Methylviolett hervortritt, weil, wie gesagt, dieser Farbstoff auch den Zellleib mehr oder weniger intensiv mitfärbt.

An manchen Zellen tritt eine besonders ausgeprägte Netz- oder alveoläre Struktur hervor, von der es gewiss recht fraglich bleibt, ob sie dem wahren Sachverhalt entspricht, oder grösstenteils auf partielle Quellungserscheinungen zurückzuführen ist. Gewiss können unter solchen Bedingungen normal bestehende Protoplasmastrukturen modifiziert werden.

Viel weniger günstig für die Untersuchung der isolierten Zellen hat sich in diesem Falle die Zerzupfung der Präparate, die mit Überosmiumsäure behandelt wurden, erwiesen, obwohl die guten Dienste, die dieses Reagens als Fixierungsmittel zu leisten vermag, genügend bekannt sind. An Zupfpräparaten, die in Glyzerin aufbewahrt wurden, haben die Zellen ein besonders blasses durchsichtiges Aussehen, ein Umstand, der gerade für die Untersuchung der Zellen nicht besonders geeignet ist. Auch lässt sich nach dieser Behandlung die Färbung der Zellen auf dem Objektglase nur sehr schwierig bewerkstelligen.

II. Schnittpräparate.

Die Schnittpräparate wurden hauptsächlich nach Paraffineinbettung hergestellt. Als Fixierungsmittel wurden Alkohol,

Sublimat-Kochsalzlösung, Zenker'sche Flüssigkeit und Sublimatalkohol angewendet.

Einige ältere, schon seit mehreren Jahren angefertigte Schnittserien, und namentlich nach Alkoholfixierung und Färbung in toto mit Boraxkarmin und Alaunkarmin. wurden von Herrn cand. med. Narbel geschnitten. Diese Präparate wurden hauptsächlich für das Studium der topographischen Verhältnisse benutzt. Gegen die Fixierung mit Alkohol lässt sich allerdings einwenden, dass am Epithel Schrumpfung wahrzunehmen ist.

Die Zenker'sche Flüssigkeit und wässerige Sublimatlösungen geben in dieser Hinsicht überaus bessere Resultate.

Die Fixierung mit der Zenker'schen Flüssigkeit eignet sich recht gut für doppelte Färbungen mit Hämatoxylin und Eosin und liefert recht demonstrative Präparate, an denen unter anderem das bindegewebige Stroma des Augenlides, die Blutkörperchen in den Gefässen und noch die eosinophilen Leucocyten gut hervortreten. Von anderen Farbstoffen wurden noch die doppelte Färbung mit Hämatoxylin und Säurefuchsin verbunden mit nachheriger Behandlung mit Pikrinsäure, ferner Kleinenbergs Hämatoxylin, Boraxkarmin und Alaunkarmin angewandt. Zum Teil wurden die Stücke in toto gefärbt. Es war dies namentlich bei Boraxkarmin-Färbung und der Färbung mit dem Kleinenberg'schen Hämatoxylin der Fall.

Boraxkarmin gibt zwar schöne und durchsichtige Kernfärbungen, allein die Färbung eignet sich nicht besonders für die Untersuchung des Zellleibes und der Zellgrenzen.

Bei Stückfärbung mit dem Kleinenberg'schen Hämatoxylin waren die Gewebe viel zu intensiv, auch diffus gefärbt, was ja auch von mehreren Seiten dieser Mischung vorgeworfen wurde, so dass man zur Nachbehandlung mit Essigsäure greifen musste. Wendet man aber dieses Verfahren an, so lässt sich die Farbenmischung mit grossem Vorteil benutzen mit der Vorbedingung, dass die Schnitte sehr fein sein müssen. Es werden dabei nicht nur die Kerne, sondern auch der Zellleib und die Bindegewebsfasern mitgefärbt. Die Zellgrenzen zwischen den Epithelien treten deutlich hervor.

Die anderen Färbungen, namentlich die doppelte mit Hämatoxylin und Eosin und mit Hämatoxylin-Säurefuchsin-Pikrinsäure, wurden an aufgeklebten Schnitten ausgeführt.

Was die Anfertigung von Schnitten nach Paraffineinbettung anlangt, so ist hervorzuheben, dass das Vorkommen von Knorpel im dritten Augenlide der Säuger die Herstellung von feinen und lückenlosen Schnittreihen in recht störender Weise erschwert. Auch das bindegewebige Stroma des Augenlides ausgewachsener Tiere ist von recht derber Konsistenz, was ebenfalls ungünstig auf den Ausfall der Präparate wirkt.

In betreff des Aufklebens der Schnitte mit Albumin oder Albuminglyzerin soll hervorgehoben werden, dass die Klebemasse mit der Mehrzahl der Farbstoffe sich gewöhnlich mitfärbt, z. B. mit Eosin und Säurefuchsin, so dass doppelte Färbungen bei dieser Klebemethode kein gerade besonders günstiges Resultat ergeben. Allerdings wird dieser Nachteil weniger ausgesprochen, wenn die Klebemasse in nur sehr dünner Schicht aufgetragen wird. Auch das einfache Färben mit dem Delafield'schen Hämatoxylin (3—5 Minuten) hat den Nachteil, die Klebemasse mehr oder weniger mitzufärben, so dass zu nachheriger Entfärbung derselben geschritten werden muss. Wenn auch diese Klebemethode eine sichere und wenig umständliche ist, so eignet sie sich dennoch, wenige Färbungen ausgenommen, besser für das Aufkleben von Schnitten, die vorher im Stück gefärbt wurden.

Alkoholische Schellacklösung eignet sich viel besser für das mehrfache Färben der aufgeklebten Schnitte, weil die Klebemasse die Farben garnicht oder in nur sehr geringem Masse aufnimmt, oder doch, was die Anilinfarben betrifft, mit Alkohol leicht ausgezogen werden kann. Wenn es sich um gut entfaltete oder geglättete Schnitte handelt, so lassen sich trotz widersprechenden Angaben von mehreren Seiten alle Manipulationen behufs mehrfacher Färbung ausführen, ohne dass die Schnitte abkleben.

Leider hat diese Klebemethode den Nachteil, dass sie dem Glätten der Paraffinschnitte Schwierigkeiten entgegensetzt.

Beschreibung der Befunde.

I. Schnittpräparate.

An der Epithelbekleidung des dritten Augenlides der Säugetiere sind einige Epitheltypen vertreten. Je nach der Region findet man bald geschichtetes Pflasterepithel, bald geschichtetes

Zylinderepithel, bald das gemischte Epithel, von welch letzterem besonders die Rede sein wird. Die Dicke der Epithelbekleidung weist ebenfalls namhafte Unterschiede auf. Während man an vielen Stellen mehrere Zelllagen unterscheiden kann, verdünnt sich das Epithel an anderen Stellen so beträchtlich, dass man nur zwei Kernreihen zählen kann, wobei die tiefe Kernlage abgeplatteter ist, als die darauffolgende. In das Epithel sind Becherzellen eingebettet, wobei ein Unterschied je nach den Regionen wahrzunehmen ist.

An die Region, die an den freien Lidrand angrenzt, vermisst man diese Zellen gänzlich.

Ferner weist das Epithel an einigen Regionen eine bei erwachsenen Tieren häufig sehr ausgesprochene Pigmentierung auf.

Untersuchen wir etwas eingehender das Epithel des dritten Augenlides beim Kaninchen, so finden wir je nach den Regionen folgende topographische Anordnung der Epithelbekleidung. Man hat zunächst zwischen einer schmalen Region, die an den freien Rand sich anschliesst, und der übrigen bei weitem ausgedehnteren Region des Augenlides zu unterscheiden.

An der Grenze zwischen diesen beiden Regionen sieht man beim Kaninchen eine Reihe von papillenartigen Wärzchen. Die Region, die zwischen dem freien Rande und den eben erwähnten papillenartigen Erhebungen gelegen ist, unterscheidet sich schon bei der Untersuchung mit unbewaffnetem Auge durch ihre Pigmentierung von der anderen Region. Die Warzen erscheinen makroskopisch betrachtet, als schwarze Punkte. Bei Lupenvergrösserung sieht man sie deutlich aus der Ebene hervorragen. Die Zahl dieser Warzen bewegte sich an einigen untersuchten Augenlidern in ziemlich weiten Grenzen um 30.

a) An der Randregion findet man ein ganz typisches geschichtetes Pflasterepithel sowohl an der äusseren, als auch an der inneren Lidfläche. An der äusseren Fläche ist das Epithel durchschnittlich dicker als an der inneren; auch sind an der äusseren Fläche mehr Kernreihen zu zählen.

Die tiefste Schicht besteht aus prismatischen Zellen, deren etwas längliche Kerne senkrecht zum Chorion stehen. Auf diese Schicht folgen noch einige Schichten polyedrischer immer flacher werdender Zellen. Auch an der obersten sehr abgeplatteten

Zellschicht unterscheidet man noch deutlich hervortretende, wenn auch besonders flache Kerne.

Die Epithelbekleidung der warzenartigen Erhebungen ist ebenso gebaut und erreicht hier eine besondere Dicke. Sowohl an der äusseren, als an der inneren Fläche der Randregion ist das Epithel reichlich pigmentiert. Die tiefste zylindrisch-prismatische Zelllage ist am meisten von Pigmentkörnchen infiltriert. Aber auch in den oberflächlichsten Zellen sind Pigmentkörnchen vorhanden. An Schnittpräparaten sind die Pigmentkörnchen der untersten Schicht vorwiegend in senkrechter Richtung angeordnet, während in den oberflächlichen Schichten die Pigmentzüge wagrecht verlaufen.

b) Weiterhin von der Randregion, nach dem inneren Augenwinkel zu, verändert sich die Epithelbekleidung in folgender Weise:

An der äusseren Fläche fängt das modifizierte Epithel unmittelbar nach der Warzenlinie an. An der inneren Fläche, wo keine Warzen verhanden sind, lässt sich die Grenzlinie makroskopisch nicht angeben, liegt aber ungefähr in derselben Vertikalebene wie die Grenze auf der Oberseite.

Von einer schnurgraden Abgrenzung kann natürlich keine Rede sein. Auch die Pigmentierung nimmt an der äusseren Fläche an dieser Grenze sehr rasch ab, so dass man fernerhin nur noch winzige Körnchen auf eine kurze Strecke beobachten kann. An der inneren Fläche ist der Übergang ein allmählicher.

An der geschilderten Grenze beginnt nun die gemischte Epithelbekleidung der pigmentfreien Region. Die Dicke des Epithels weist je nach dem Gebiet ziemlich namhafte Unterschiede auf. Auf der Oberfläche, unmittelbar nach der Warzenlinie ist das Epithel besonders dick (Fig. 36), so dass man mehrere (etwa 5—7) Kernreihen unterscheiden kann. Bald nimmt das Epithel an Dicke ab, man kann nun 3—5 Kernreihen zählen. Weiterhin ist die Dicke der Epithelbekleidung ebenfalls etwas abwechselnd. An den dünnsten Stellen ist das Epithel nur zwei- bis dreizeilig. Die Zahl der Kernreihen ist nur angegeben, um eine Anschauung von der Anordnung und Dicke des Epithels zu geben. Es ist damit aber natürlich nicht gesagt, dass die Zahl der Kernreihen der Zahl der Zellschichten entspreche, denn je nach der Zellen, befinden sich die Kerne in verschiedenen Höhen.

wovon weiter unten bei der Beschreibung von isolierten Zellen die Rede sein wird. An der Unterfläche, wo, wie oben angegeben, das Epithel an der Randregion durchschnittlich weniger dick ist. ist keine Verdickung des Epithels an der Übergangsstelle der fraglichen Regionen wahrzunehmen. Das Epithel bildet hier eine merkbar dünnere Schicht, in der man 3 (Fig. 37) oder sogar nur 2 Kernreihen sieht. In der weiteren Ausdehnung ist das Epithel auch auf der Unterfläche von wechselnder Dicke. An den dünnsten Stellen kann man nur zwei Kernreihen unterscheiden.

Was nun die Veränderung der feineren Beschaffenheit des Epithels anlangt, soweit es sich an Schnittpräparaten feststellen lässt, so kann man folgendes wahrnehmen: Im Vergleich mit der Randregion sind die Kerne an der tiefsten Zellschicht der Epithelbekleidung merkbar weniger hoch, sind vielmehr bald abgerundet, bald eckig abgerundet und bald auch abgeplattet, obwohl auch hie und da in die Länge gestreckte Kerne vorkommen und zwar an Stellen, wo das Epithel dicker ist.

An der oberflächlichen Schicht kennzeichnet sich die Veränderung darin, dass die ganz platten Zellen des geschichteten Pflasterepithels der Randregion an Zahl merkbar abnehmen und nur zerstreut vorkommen, während dicke Zellen von anderer Beschaffenheit hier sehr zahlreich auftreten.

Es sind Zellen, die sich bald der Zylinder- resp. Kegelform nähern, bald aber Übergangsformen darstellen, die sich weder im typischen Zylindyrepithel, noch im typischen Pflasterepithel vorfinden. Eine eingehende Beschreibung dieser Zellformen wird weiter unten bei Besprechung der Zupfpräparate gegeben. An dieser Stelle kann nur das Aussehen der Zellen, wie es an Durchschnitten hervortritt, geschildert werden. Die prismatischen resp. kegel- oder pyramidenförmigen Zellen sind als solche auch an Schnittpräparaten leicht zu erkennen.

Die Übergangsformen aber erscheinen unter solchen Bedingungen als Zellen von beträchtlicher Dicke, die bald flächenartig ausgebreitet sind und an Durchschnitten etwa dick linsenförmig erscheinen, bald eine gedrängtere Gestalt annehmen und etwa trapezoidal aussehen. In den mehr kegelförmig gestalteten Zellen ist der Kern meist oval-eliptisch und in der Längsaxe der Zelle gelegen. Bald liegt er mehr dem freien Rande zu,

bald ist er in die Tiefe verschoben. In den grossen hell erscheinenden Zellen der Oberfläche ist die grössere Kernaxe horizontal gerichtet. Die ziemlich grossen Kerne sind von ovoider regelmässiger Gestaltung, scharf gezeichnet und enthalten Nukleolen und ein Kernnetz. Auch in den gedrängteren trapezoidalen Zellen ist die grössere Kernaxe meist horizontal gerichtet. Die Kerne sind auch hier bald mehr in der Tiefe, bald mehr oberflächlich gelegen.

Der freie Rand der Epithelbekleidung ist scharf gezeichnet und man erkennt an demselben bei stärkerer Vergrösserung einen glänzend erscheinenden Kutikularsaum. Besonders deutlich tritt derselbe an Präparaten, die mit dem Kleinenberg'schen Hämatoxylin gefärbt wurden, hervor, weil der Kutikularsaum etwas tiefer tingiert erscheint, als der Zellkörper.

In dies gemischte Epithel sind zahlreiche Becherzellen eingebettet. Man findet dieselben sowohl an der oberen wie an der unteren Lidfläche; an letzterer aber scheinen sie häufiger vorzukommen. Im betreff des Vorkommens von Becherzellen ist der Unterschied zwischen dem geschichteten Pflasterepithel der Randregion, in dem keine Becherzellen vorhanden sind, und der Region des gemischten Epithels ein sehr charakteristischer. Die Becherzellen treten an der äusseren Fläche sofort nach der Warzenlinie auf. In diesem dickeren und mehrzeiligen Epithel können die Becherzellen bestimmt in den mittleren Zellschichten liegen und von anderen Epithelzellen ganz überdeckt sein (Fig. 36). Andere Becherzellen kommen in dieser Region bis hart an die Oberfläche heran. Es kann somit keinem Zweifel unterliegen, dass sich Becherzellen auch in den tieferen Epithelschichten entwickeln können. Zu bemerken ist noch, dass die Becherzellen, da wo sie in den tieferen Schichten sich vorfinden, bei weitem nicht immer senkrecht zu der Oberfläche stehen, sondern auch schief gestellt sein können. Ferner ist noch zu betonen, dass da, wo die Becherzellen noch unter der obersten Epithelschicht liegen, zwischen den überdeckenden Zellen an manchen Stellen feine schlitzähnliche Gänge oder vakuolenartige Räume, zuweilen auch trichterförmige Spalten eine Beziehung zwischen den Becherzellen und der Epitheloberfläche herzustellen scheinen. Die Gänge sind scharf begrenzt und erscheinen als Zwischenräume zwischen zwei nebeneinander liegenden Zellen. Auch die trichterförmigen

Spalten sind scharf umgrenzt und entsprechen allem Anscheine nach durchaus nicht intrazellulären Bildungen, sondern Spalträumen zwischen bei einander liegenden Zellen. Die vakuolenartigen Räume haben kein regelmässig kugeliges Aussehen, sondern zeigen Ausbuchtungen, so dass ihr Rand gezackt erscheint. Zwei vakuolenartige Räume können wie übereinanderliegend aussehen.

Da wo das Epithel nur etwa zweischichtig ist, kann man sich leicht überzeugen, an den Stellen, wo die Becherzellen sich günstig darstellen, dass der Porus wirklich frei auf die Oberfläche mündet. Oft scheint nur ein ganz geringer Teil des äusseren Randes der Becherzelle frei zu sein. Der grössere Teil ist auf beiden Seiten von den zahnförmigen Fortsätzen der benachbarten Zellen dachförmig überlagert. Über dem freien Teile sieht man in diesem Falle eine leicht, aber deutlich ausgesprochene Einsenkung der Oberfläche des Epithels. An noch anderen Stellen sind die Becherzellen von einer feinen protoplasmatischen Schicht völlig überdeckt. Der zuletzt erwähnte Befund kann natürlich in zweifacher Weise erklärt werden.

Erstens kann man an Zellen denken, die seitwärts von dem Porus durch das Messer getroffen wurden, zweitens ist aber auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass es sich um Becherzellen handelt, die noch nicht an die Oberfläche gekommen sind. Wo die Epithelbekleidung ganz dünn ist, können die Becherzellen fast der ganzen Epitheldicke entsprechen, oder man erkennt noch unter und seitwärts von der Becherzelle eine oder zwei Reihen Kerne.

Die Gestalt der Becherzellen an Schnittpräparaten ist nicht immer dieselbe. In den dickeren Epithelstellen können die Becherzellen mehr in die Länge gestreckt sein, während sie in den dünneren Regionen sehr häufig fast kugelig oder sogar kugelig-abgeplattet erscheinen. Die Kerne der Becherzellen sind je nach dem Entwicklungsstadium der Zellen bald dicker und von ovaler Gestalt, bald abgeplattet und von sichelförmigem Querschnitt.

Es handelt sich somit um ganz typische Becherzellen, wie man sie an vielen Epithelien regelmässig vorfindet.

Auf die feinere Struktur der Becherzellen werden wir weiter unten bei der Beschreibung der Zupfpräparate zurückkommen.

In dem beschriebenen gemischten Epithel kommen auch zahlreiche Lymphkörperchen vor, und zwar ist hier von solchen

Zellen die Rede, deren Kerne so charakteristische Merkmale in betreff der Gestaltung und Anordnung aufweisen, dass gar kein Zweifel über ihre wahre Natur stattfinden kann. So findet man Lymphzellen, die mit einigen kleinen tief tingierbaren Kernen ausgestattet sind, die bald perlschnurartig aneinander gereiht sind, bald häufchenartig beieinander liegen, oder auch eine wurstförmige Figur bilden.

Häufig sind zwischen den kleinen Kernteilen feine Verbindungsbrücken zu sehen. Es sind dies die charakteristischen Bilder, wie man sie allgemein an Lymphkörperchen kennt. Von einer Verwechslung dieser Lymphkörperchen mit den Epithelzellen kann im Hinblick auf die Gestalt und Grösse der Kerne durchaus keine Rede sein. Solche durchaus gut charakterisierten Lymphkörperchen kommen sowohl in untersten, als auch in mittleren und obersten Epithelschichten vor.

Auch in der der Epithelbasis unterliegenden Chorionschicht sind sehr zahlreiche Lymphkörperchen zu finden. An den doppelt mit Hämatoxylin und Eosin gefärbten Präparaten lässt sich noch wahrnehmen, dass sowohl in der anliegenden Chorionschicht, als im Epithel selbst, Lymphkörperchen, die eosinophile Granula enthalten, vorkommen. Da wo diese Zellen sich im Chorion günstig darstellen, lässt sich mit Bestimmtheit ermitteln, dass diese eosinophilen Zellen sehr häufig mehrkernig sind.

Man kann auch in diesen Zellen die Kerne länglich hufeisenförmig angeordnet finden. Die kleinen Kerne können auch im Zellleib gesonderte Gruppen bilden. Durchaus analog gebaute eosinophile Zellen sind auch im Epithel selbst und zwar durchaus nicht selten aufzufinden. Sie sind oft von rundlich ovaler Gestaltung, dann wieder sind sie mehr abgeplattet und in die Länge gezogen. Um diese Kerne herum sieht man deutlich die hellrot tingierten Granula, die bald ein mehr zusammenhängendes Häufchen bilden, bald mehr zersplittert erscheinen. In einigen Fällen lässt sich ermitteln, wie diese Leucocyten zwischen die Epithelzellen zu liegen kommen. Man kann nämlich zwischen den Epithelzellen hellere Gänge wahrnehmen, die von Leucocyten eingenommen sind. Es sieht aus, als ob die Epithelzellen durch die Lymphzellen etwas auseinander gesprengt würden, man findet aber auch Lymphkörperchen, die wie in einem grösseren ziemlich gut umgrenzten Spaltraum liegen, der von der Oberfläche nur

durch eine dünne kernlose Schicht getrennt ist. Es lässt sich in diesem Falle mit grosser Wahrscheinlichkeit vermuten, dass hier die Lymphzellen Räume einnehmen, die die Zellen selbst durchlöchern.

Von anderen Befunden, die man an gut konservierten Schnittpräparaten machen kann, ist das Vorkommen von karyokinetischen Figuren im Epithel erwähnenswert. Von denselben sind folgende Stadien zur Anschauung gelangt: Knäuelstadium, Übergang zum Asterstadium, Kernplatte und Dyaster.

Bei der Katze kann die Einteilung in eine Randregion und eine bei weitem grössere Region der Epithelfläche ebenfalls recht gut beibehalten werden, nur ist hier an der Grenze beider Regionen der Aussenfläche nichts von einer Warzenlinie zu sehen. Die Grenze kann also durch ein makroskopisch erkennbares Merkmal nicht genau angegeben werden. Wie beim Kaninchen ist auch hier das Epithel der Randregion bei erwachsenen Tieren stark pigmentiert. Auch noch weiter entfernt von der Randregion treten im Epithel pigmentierte Stellen auf. Das Epithel ist an der Randregion auch hier ein geschichtetes Pflasterepithel, bedeutend dicker an der äusseren, als an der inneren Fläche. An der anderen Region weist das Epithel einen je nach den Stellen mehr oder weniger abweichenden Bau auf. Zu bemerken ist noch, dass an der äusseren Fläche zahlreiche Einsenkungen der Epithelbekleidung vorkommen. Die Chorionoberfläche hat daher einen sehr gefalteten Umriss. Von viel regelmässiger Form ist die Chorionfläche an der inneren Seite des Lides. Im Bereiche der fraglichen Divertikel verdickt sich das Epithel noch mehr und verändert sich auch gewissermassen in betreff des Baues. Bei rascher Betrachtung könnten die Einsenkungen des Epithels nur als Resultat der Faltung der Schleimhaut betrachtet werden. Eine genauere Untersuchung aber überzeugt, dass dem nicht so ist, wenn auch die Mitwirkung der Faltung zum Teil nicht ausgeschlossen ist. Bei einer einfachen Faltung sieht man ja in der Regel, dass das Epithel dieselbe Dicke und Struktur beibehält, während hier sowohl in der einen wie in der anderen Beziehung wenigstens an einigen Divertikeln Unterschiede wahrzunehmen sind. Es muss daher hier, um die Bildung der Divertikel zu erklären, noch eine Art Sprossung des Epithels gegen das Chorion und infolgedessen eine Einstülpung des Epithels seinerseits heran-

gezogen werden. Soviel was die allgemeine Anordnung des Epithels betrifft.

Von der feineren Struktur ist folgendes hervorzuheben. An der äusseren Fläche ist das Epithel deutlich mehrschichtig und kann auch hier als gemischtes Epithel bezeichnet werden. Von dem typischen Pflasterepithel, z. B. der Randregion, unterscheidet es sich sowohl durch die sehr zahlreich auftretenden Becherzellen, als auch durch die Tatsache, dass die oberflächliche Zellschicht durchaus nicht von ganz platten Pflasterzellen gebildet ist, sondern reichlich kubische, trapeziodale, kegelförmige und prismatische Zellen enthält, wie man sich am besten an Zupfpräparaten, wovon weiter unten mehr, vergewissert.

In den Divertikeln fällt die grosse Zahl der Becherzellen sofort auf. Gegen das Chorion liegen einige Reihen dicht aneinander gelagerter Kerne, dann folgt eine viel hellere Region, die den Becherzellen entspricht und in der die Kerne mehr durcheinander geworfen sind. Das Lumen ist nicht in allen Einsenkungen gleich gut zu unterscheiden. In den besonders grossen und angeschwollenen Divertikeln kann das Lumen sogar nur stellenweise wahrgenommen werden. Die Becherzellen sind wohl in den genannten Divertikeln an manchen Stellen mehrreihig angeordnet. Im Bereiche des Lumens kommen noch verschieden gestaltete Zellformen hinzu, die teils zwischen den Becherzellen, teils über ihnen gelegen sind. Die fraglichen reichliche Becherzellen enthaltenden Einbuchtungen des Epithels können als rudimentäre, etwa acinöse, schleimsecernierende Krypten betrachtet werden. Es war schon oben angegeben, dass die Epithelschicht an der inneren Fläche nahmhaft dünner ist als an der äusseren. Auch hier ist die innere Fläche der Epithelbekleidung nicht ganz eben, und die Grenze gegen das Chorion ist durch eine leicht wellige Linie angedeutet. Die Becherzellen scheinen an dieser Lidfläche weniger verbreitet zu sein, was mit der minderen Dicke der Epithelschicht im Zusammenhang steht; die Krypten fehlen. Die Zellkerne sind dichter aneinander gereiht, was auf eine ärmere Entwicklung des Zellleibes hinweist. Unweit des freien Lidrandes kann das Epithel stellenweise ganz dünn sein und nur zwei bis drei Kernreihen enthalten, von denen die obere Schicht ganz abgeplattet erscheint.

Beim Schaf sieht die obere Schleimhautfläche, die Randregion ausgenommen, an Querschnitten ebenfalls faltig aus. Die Einbuchtungen des Epithels sind bald nur gering, bald aber auch von beträchtlicher Tiefe. Auch hier ist an den Einbuchtungen, wenigstens stellenweise, eine Verdickung des Epithels wahrzunehmen. Das Epithel erreicht an der Oberfläche in der Richtung nach dem inneren Augenwinkel zu eine beträchtliche Dicke und enthält sehr zahlreiche und mehrreihig angeordnete Becherzellen. Viel dünner und nur ganz leicht wellig ist die Epithelbekleidung an der inneren Lidfläche und auch hier kommen Becherzellen im Epithel vor. An der Randregion ist das geschichtete Pflasterepithel ebenfalls pigmentiert. Zupfpräparate haben wir von dieser Tierart nicht angefertigt.

Das dritte Augenlid des Igels ist, nach Schnittpräparaten zu urteilen, besonders geignet zur Untersuchung des gemischten Epithels. In einiger Entfernung vom freien Rande, sieht man an der Oberfläche der ansehnlich dicken Epithelbekleidung eine Lage von ziemlich breiten und hohen Zellen, die auf dem Querschnitt etwa trapezoidal erscheinen. Der Kern liegt häufig in der tieferen Region der Zelle, und zwischen demselben und dem Zellrande ist eine recht dicke, hell aussehende Schicht zu bemerken. Am Rand tritt ein scharf gezeichneter Kutikularsaum auf. Zahlreiche Becherzellen sind in einiger Entfernung von der Randregion in das Epithel eingebettet. An der äusseren Lidfläche kann man im Epithel gesonderte Anhäufungen von Becherzellen sehen, die im Innern des Epithels Inseln acinöser Form bilden. Diese Ballen sind manchmal nur wenig aufgebläht und erreichen den Grund des Epithels nicht, manchmal aber auch sind sie weitbauchig und entsprechen der ganzen Epitheldicke, oder buchten sich sogar in das Chorion ein. Diese differenzierten Becherzellenconglomerate verdienen eine besondere Erwähnung; denn sie sind geeignet den Schluss zu unterstützen, dass die weiter oben bei anderen Säugetieren beschriebenen Divertikel wirklich eher rudimentäre drüsige Organe darstellen, als nur einfache Falten der Epithelbekleidung. Ferner findet man auch stellenweise, namentlich nach dem inneren Augenwinkel zu, ein zylindrisches zahlreiche Becherzellen enthaltendes Epithel, das manchmal merkbar dünner ist als das vorher erwähnte gemischte Epithel. Im Bereich des Lidrandes sind bei dieser Tierart die

Zellen der obersten Schichten weit weniger abgeplattet als bei anderen Säugetieren. Ganz abgeflachte Zellschüppchen sind hier weit weniger vertreten.

Bei der weissen Ratte sind die bei dem Igel beschriebenen Schleimkrypten ebenfalls vorhanden und sogar noch in entwickelterer Form zu finden. Man trifft sie an der Aussenfläche des dritten Lides, in der Richtung nach dem inneren Augenwinkel. Ein Teil dieser Krypten, und zwar die weniger ausgebildeten, liegt fast ganz in der Dicke des mehrschichtigen Epithels und dringt nur ganz wenig in das unterliegende Chorion ein. Man findet aber auch Krypten, die tiefer in das Chorion eindringen und deutliche Ausbuchtungen bilden. Sogar mehrere solche Krypten können in eine gemeinschaftliche Einsenkung des Epithels münden. Derartige Gruppen von Schleimkrypten findet man namentlich an einer Stelle des Lides in bestimmter Entfernung vom freien Rande desselben. Es handelt sich ganz gewiss um Übergangsformen zu zusammengesetzten Schleimdrüsen.

II. Zupfpräparate.

Gehen wir nun zu der Beschreibung der einzelnen Zellformen über, wie man sie an Zupfpräparaten zu sehen bekommt, wobei wir auch die Befunde mit den Ergebnissen der Schnittpräparate in betreff der Gestalt und Anordnung der Zellen in Vergleich ziehen werden. Diese Befunde stützen sich auf Zupfpräparate, die von der Katze und dem Kaninchen stammen. Die etwaigen Unterschiede der Zellen bei beiden Tierarten sollen im Verlauf der Beschreibung berücksichtigt werden.

Von der Randregion des dritten Augenlides soll ganz abgesehen werden, denn an dieser Stelle sind nur die allgemein bekannten Zellformen des typischen geschichteten Pflasterepithels zu sehen. Es sei nur beiläufig bemerkt, dass diese Region sich sehr gut für die Demonstration von isolierten pigmentierten Epithelzellen eignet. Sowohl konische, als polyedrische und grössere ganz abgeplattete, dunkle Pigmentkörnchen enthaltende Zellen sind in den Zupfpräparaten zahlreich zu finden. Bei der Region des gemischten Epithels werden wir uns hingegen länger aufhalten müssen. An Zupfpräparaten gewahrt man eine solche Mannigfaltigkeit von Zellformen, von der man sich an Schnitten

kaum eine Vorstellung machen kann. Der Übersichtlichkeit wegen können folgende Zellgruppen unterschieden werden.

a. zylindrische Formen, worunter nicht nur die typischen Zylinderzellen, sondern auch die mehr konischen und pyramidalen Formen gemeint sind.
b. Übergangsformen zu den abweichenden Typen des gemischten Epithels.
c. Polyedrische Zellen.
d. Basalzellen.
e. Becherzellen.

a. Zylindrische Formen.

Es kann allerdings nicht die Rede sein von einer detaillierten Beschreibung all der abweichenden Formgestaltungen, die man in Zupfpräparaten antrifft und die man mit dem Sammelnamen Zylinderepithel bezeichnet; so mannigfaltig wird die einfache Grundform der Zylinderzelle im Epithel modifiziert. Man könnte, um eine Übersicht zu gewinnen, die auftretenden Formen, von der regelmässigen Zylinder- oder Prismaform abgesehen, in drei Hauptgruppen einteilen.

1. Zellen, deren breiteres Ende nach der Epitheloberfläche gerichtet ist, und die sich nach abwärts verjüngen (Fig. 2, 5, 6).

Diese Zellen nähern sich mehr der allgemein bekannten konischen oder Pyramidenform. Es ist zu bemerken, dass am unteren Ende auch Fortsätze vorkommen und zwar nicht nur einer, sondern auch zwei, selten sogar noch mehr. Die fraglichen Fortsätze sind bald kürzer und gedrungener, bald feiner und von beträchtlicher Länge. Die Letzteren erscheinen an Zupfpräparaten nicht immer gerade oder gestreckt, sondern auch mehr oder weniger gebogen. In einigen Fällen ist das untere Ende deutlich gabelförmig gestaltet. Am freien Ende dieser Zellen erkennt man einen ziemlich dicken, hell erscheinenden Kutikularsaum. An diesen Zellen werden auch Rippenbildungen wahrgenommen, die sich als vorspringende Leisten darstellen. Sie entspringen vom Kutikularsaume mit breitem Anfangsstück und verjüngen sich bei fernerem Verlaufe, bis sie im Zellleib eingehen. Oft kann man diese Rippen bis in die tiefen

Teile der Zellen verfolgen. Diese Rippen heben sich bald beiderseits scharf von der Ebene des Zellkörpers ab, bald ist die Rippe nur einerseits scharf geschnitten. Der Zellleib kann im Bereiche der Rippen stark verdünnt sein und flügelartig erscheinen. Wo dies der Fall ist, hebt sich der flügelartige Anhang durch sein helleres Aussehen und schwächere Körnelung von dem übrigen Zellanteile ab. Der Kern ist häufig in den gestreckten Zellformen ziemlich tief gelegen, er hat eine ovale Form und enthält meist einen stärkeren an Pikrokarminpräparaten besonders schön hervortretenden Nucleolus. Man findet noch, aber seltener, langgestreckte Zellen, deren Oberteil an Breite den Unterteil so überwiegt, dass letzterer wie ein Anhang aussieht (Fig. 5). An demselben lassen sich kurze Zacken beobachten. Der obere Teil ist becherförmig angeschwollen, der freie Zellrand ist scharf gezeichnet. Der ovale Kern liegt an dem tiefen Teile der Ausbauchung.

Die eben beschriebenen längeren Zellformen stammen gewiss zum grossen Teil von den Regionen der Epithelbekleidung, in denen man an Schnittpräparaten nur wenig Kernreihen wahrnimmt, so dass wenigstens ein Teil der Zellen der ganzen Epitheldicke oder doch dem grössten Teil derselben entsprechen werden. Man findet an Zupfpräparaten Bilder, die darauf hindeuten, dass die gabelig gestalteten Fortsätze (siehe z. B. Fig. 6) eine andere viel kleinere Zelle umgriffen haben, die wohl eine der kleinen Basalzellen gewesen sein wird. Auch die etwas zackige Gestaltung des tieferen Fortsatzes, die man an einigen Zellen beobachten kann (Fig. 5), deutet darauf hin, dass ihm andere kleinere Zellen angelegen und ihre Kontur hineingedrückt haben. Sehen wir doch in Übereinstimmung mit dieser Auslegung an Schnitten des Epithels, dass auch da, wo es nur zwei- bis dreizeilig ist, viel kleine rundlich-polyedrische Basalzellen sich vorfinden. Häufig findet man Zylinderzellen, die zwischen dem Ende und dem kernhaltigen Teile der Zelle auf eine längere Strecke halsartig eingeschnürt sind.

Ausser den geschilderten langen Formen findet man auch viel kürzere kegel- oder pyramidenartig gestaltete Zellen, die entschieden nicht die Basis des Epithels erreicht haben konnten und Regionen entstammen, wo das Epithel mehrschichtig ist.

2. Zellen, deren breites Ende nach der Epithelbasis gerichtet ist, und die sich nach aufwärts verjüngen (Fig. 1, 4, 8).

Auch diese Zellart ist zahlreich vertreten. Die Basis kann entweder regelmässig konturiert oder in bemerkenswerter Weise mit Fortsätzen ausgestattet sein, siehe besonders Fig. 1. So haben wir an einzelnen Zellen, zwei und bis drei feine Fortsätze beobachtet. Ist ein Fortsatz vorhanden, so kann er sowohl der Mitte der Basis, als auch einem der Winkel entspringen. Der Fortsatz kann sich im ferneren Verlauf teilen. An anderen Zellen sieht man von beiden Winkeln der Basis Fortsätze entspringen (Fig. 1) und in diesem Falle kann von einem Winkel ein Fortsatz abgehen, während der andere zwei auseinandergehende Fortsätze aussendet. Das freie Ende der Zelle kann beträchtliche Abweichungen in betreff der Dicke aufweisen. Es kann aber auch stäbchenartig gestaltet sein (Fig. 4). Nicht immer scheint an diesen Zellen ein Kutikularsaum vorhanden zu sein; dazu kann das freie Ende noch abgerundet sein (Fig. 1).

Man kann annehmen, wie es noch später auseinandergesetzt werden wird, dass hier das freie Ende noch von anderen Zellen oder vorspringenden Zellteilen überdeckt wird. Der Kern liegt tief bei der Basis. Auch an dieser Zellart können erhabene Rippen beobachtet werden, die dann von dem unteren Ende breit entspringen und nach oben zu schmal verlaufen (Fig. 4).

3. Längliche Zellen, die sich der Spindelform nähern.

An den typischen Formen erkennt man einen dickeren kernhaltigen Teil und zwei dünnere Extremitäten. Der dicke Teil entspricht durchaus nicht immer dem mittleren Teil der Zelle, sondern man findet auch mehr oder weniger abweichende Verhältnisse. In einigen Fällen liegt der Kern mehr der Basis zu und das freie Ende läuft in einen dünnen Fortsatz aus (Fig. 9). Derselbe hat an der Spitze ein starr hyalines Aussehen. In anderen Fällen beobachtet man im Gegenteil, dass das obere Ende etwas dicker ist als das untere, das hier ebenfalls in einen Fortsatz ausläuft. Der Kern liegt etwa in der Mitte der Zelle oder etwas mehr nach oben. Dass nicht alle derartige Zellen die Epitheloberfläche erreichen, ergibt sich aus der Tatsache, dass nicht alle Formen am freiem Ende Kutikularbildungen erkennen lassen.

b. Abweichende Typen des gemischten Epithels.

Auch hier sind beträchtliche Verschiedenheiten der Formgestaltung zu beobachten, indem die Zellen sich bald mehr der prismatischen, bald mehr der abgeplatteten Pflasterform nähern. Betrachten wir zuerst die erstgenannte Varietät, von der man zahlreiche Typen im Epithel der Katze findet (Fig. 10 und 11 insbesondere). Es handelt sich um ziemlich hohe, aber auch recht breite Zellen von prismatischer, säulenartiger oder leicht pyramidenstumpfförmiger Gestaltung. Durch die beträchtliche Breite dieser Zellen unterscheiden sich dieselben sofort von der Zylinder- oder Kegelform, wie sie weiter oben beschrieben wurden. Die freie Zelloberfläche ist mit einer dicken Kutikularschicht bedeckt, die homogener aussieht als der Zellleib. Diese Kutikularschicht überragt häufig die Seitenflächen der Zelle gleich einem Deckel. Die Vorsprünge sind so zugespitzt, dass sie im Profil zahnartig erscheinen (ähnlich wie bei der flacheren Kaninchenzelle auf Fig. 29).

An diesen Zellen sind häufig dünne flügelartige Anteile und erhabene Rippen wahrzunehmen (Fig. 11). Die Zellen sind oft an einer oder mehreren Seiten deutlich ausgehöhlt; die Aushöhlungen sind durch die genannten Rippen getrennt. Während die dickeren Teile dunkel gekörnt erscheinen, haben die flügelartigen Fortsätze ein hyalines Aussehen. Der schön entwickelte und ziemlich grosse ovoide Kern ist bei diesen Zellen in Längsrichtung gestellt. Bald ist er unweit der Kutikularschicht, bald in den tieferen Zellteilen gelegen und enthält einen stärkeren oder einige feine Nukleolen. Das untere Ende dieser Zellen kann verschiedenartig abgeschnitten sein. Von der wahren Gestaltung dieser Zellen können Schnittpräparate nicht nur ungenügende, sondern sogar eine täuschende Vorstellung geben, weil die oft flügelartig gestalteten Seitenflächen, sowie auch der tiefe Teil der Zelle, von benachbarten Zellen überdeckt sind. Denkt man sich z. B. zwei ausgehölte Seitenflächen einer solchen Zellform von benachbarten Zellen eingenommen, so ergibt sich auf einem senkrechten Schnitt ein Bild, das geeignet ist den Glauben zu erwecken, über den Nachbarzellen läge eine breite und flache an der Unterseite mit Aushöhlungen versehene Zelle.

Die andere Varietät derselben Zellkategorie unterscheidet sich durch die namhaft geringere Höhe und den parallel der

Oberfläche gerichteten grossen Durchmesser des Kerns (Kaninchenzellen Fig. 28, 29). Viele von diesen Zellen haben auf dem Durchschnitt eine trapeziodale oder hutförmige Gestaltung, wobei gewöhnlich die breitere Fläche nach der Peripherie gerichtet ist. Wie am vorigen Typus, so ist auch hier das freie Ende mit einer dicken Kutikularschicht überzogen. Auch hier kann dieselbe zahnartig vorspringen, und zwar zuweilen sehr bedeutend (Fig. 29). Die zahnartigen Vorsprünge bedecken natürlich Teile benachbarter Zellen. Die untere Fläche ist entweder glatt oder mit einigen Ausschnitten oder Fortsätzen versehen. Manche Zellen sind etwa an der Unterseite glockenförmig ausgehöhlt (Fig. 30). Die Aushöhlung entspricht dem abgerundeten oder keulenförmigen Ende einer darunterliegenden Zelle. Es leuchtet ein, dass auch die Zellen der zuletzt beschriebenen Gruppe sich von den gewöhnlichen Pflasterzellen ebenfalls deutlich unterscheiden sowohl durch die Gestaltung des Zelleibes, als auch durch die Beschaffenheit des Kerns. Es ist noch zu bemerken, dass sich sowohl zwischen den gemischten Epithelzellen untereinander, als auch zwischen diesen und den echten Pflasterzellen Übergangsformen finden, wenn auch, nach Schnittpräparaten zu urteilen, der Übergang der beiden Epithelarten eher in rascher Weise stattfindet. Die geschilderten Zellformen gehören natürlich ausschliesslich den oberen Schichten des gemischten Epithels an.

c. Polyedrische Zellen.

Die polyedrischen Zellen kommen natürlich nur im mehrschichtigen Epithel vor. Nicht zu verwechseln sind diese Zellen mit den sogenannten Basalzellen, von denen besonders die Rede sein wird. Die fraglichen Zellen sind durchschnittlich kleiner als die vorher geschilderten Zellformen und weisen keinen wesentlich überwiegenden Unterschied zwischen dem Längs- und Querdurchmesser auf. Einige von diesen Zellen sind von regelmässigerer polyedrischer Gestaltung (Fig. 13—15), während andere viel unregelmässiger umgrenzt sind (Fig. 16—17). Von letzteren sollen einige Formen besonders betont werden. Es sind verzweigte Zellen, die etwa sternförmig aussehen können und mit mehreren Fortsätzen und schuppenartigen Anhängen versehen sind. Auch sichelförmige Zellen sind zu beobachten. Der eigentliche Zellleib ist reduziert und wie geschrumpft. Die Zellen haben über-

haupt ein starr glänzendes Aussehen. Der Kern ist durchschnittlich kleiner als in anderen mehr entfalteten Zellen. Häufig hat auch der Kern ein starres homogenes Aussehen und der Nucleolus ist wenig deutlich. Es handelt sich aber nicht um durch Reagentieneinwirkung geschrumpfte Zellformen, wie man beim ersten Anblick anzunehmen versucht sein könnte, denn solche Zellen sind auch recht gut am ungefärbten frisch zerzupften Epithel zu sehen. Die Zellen fallen sofort durch die starre Beschaffenheit und verzweigte Gestalt auf. An Flächenansichten des frisch abgehobenen Epithels kann man sich davon überzeugen, dass es sich nicht um ausnahmsweis auftretende Zellen handelt, sondern dass sie von Stelle zu Stelle zwischen den übrigen Zellen eingeschaltet sind. Die fraglichen Zellen erinnern, um ein Bild zu geben, an kurzstrahlige Gliakörperchen. Diese Befunde verdienen eine besondere Erwähnung, weil sie beweisen, dass auch im geschichteten Epithel verzweigte strahlenförmige Zellformen vorkommen können. Es lässt sich denken, dass diese Zellform durch die besondere Entwicklung der benachbarten Zellen bedingt ist, und es scheint, dass sie die Rolle von Stützzellen im Epithel spielen.

d. Basalzellen.

An Zupfpräparaten kommen noch viele kleinere, runde oder vieleckige protoplasmaarme Zellen vor (Fig. 18, 19, 31). An Pikrokarminpräparaten erkennt man an diesen Zellen einen scharf und regelmässig gezeichneten Kern, der einen oder mehrere Nukleolen enthält. Die Formgestaltung dieser Zellen lässt nicht geringe Unterschiede wahrnehmen. So findet man Zellen, die rundlich oder rundlich-eckig gestaltet sind; andere Zellen nähern sich weit mehr der kubischen Form. An noch anderen Zellen kann man einen kubisch gestalteten Hauptteil und einige nach einer Richtung abgehende Zellfortsätze unterscheiden (Fig. 31). Was die beiden letzten Zellvarietäten anlangt, so können dieselben gewiss als Basalzellen betrachtet werden. Die kleinen kubischen Zellen kommen an Zupfpräparaten auch zu kleinen Inselchen vereinigt vor. Man kann sehen, dass die eine Fläche der Basalzellen, die wohl dem Chorion aufliegen wird, scharf gezeichnet ist. Die entgegengesetzte Fläche hingegen ist unregelmässig ausgeschnitten und zarter konturiert. Auch deutlichere differenzierte Fortsätze kommen, wie schon erwähnt, an dieser Seite vor.

Das Herkommen der zuerst erwähnten rundlichen Zellform lässt sich weit weniger sicher feststellen. Auch diese Zellen können in Zupfpräparaten gruppenweise vorkommen. An denselben lässt sich aber keine schärfer gezeichnete Basalfläche unterscheiden. Man könnte sich daher leicht denken, dass diese Zellen den mittleren Schichten des Epithels entstammen, und somit in die vorige Gruppe gehören. Die kleinsten von diesen Zellen könnten vielleicht noch als einkernige Lymphkörperchen betrachtet werden. Wie schon gesagt, ist aber der Kern regelmässig gestaltet und man sieht nichts von den für die typischen Lymphkörperchen charakteristischen Unregelmässigkeiten der Kerngestaltung.

e. Becherzellen.

Die zahlreich in das Epithel eingebetteten Becherzellen können gewiss nicht als eine besondere und nur dem dritten Augenlide eigentümliche Schleimzellenart aufgefasst werden, denn man findet an denselben keine genügend ausgesprochenen morphologischen Unterscheidungsmerkmale im Vergleich zu dem, was über Becherzellen im allgemeinen bekannt ist. Allerdings weisen die isolierten Becherzellen eine nicht unwesentliche Mannigfaltigkeit der Formgestaltung, sowie auch Unterschiede in betreff der Durchmesser auf. Sowohl gestrecktere, als auch mehr aufgeblasene kugelige Formen kommen vor.

Was die gestreckteren Zellen anlangt, so lassen sich folgende Varietäten beobachten:

Zellen von gut ausgeprägter Becherform. Man erkennt in diesem Falle einen oberen becherförmig aufgeblasenen Teil, den eine halsartige Einschnürung von dem schmäleren, den Kern enthaltenden Teil trennt. Es soll aber diese Form (Fig. 24) nicht mit den sogenannten gefussten Becherzellen verwechselt werden. Wie bekannt, werden hiermit die Becherzellen bezeichnet, bei denen der Becher sich meist scharf von einem gut ausgebildeten nicht modifizierten protoplasmatischen Teil absetzt, indem der Kern gelegen ist.

In den fraglichen Zellen hingegen ist der nicht modifizierte Protoplasmateil sehr reduziert und der Kern kommt hart an die Basis der Zelle zu liegen.

Andere Zellen sind tonnenförmig, wobei von einer halsförmigen Einschnürung nichts zu sehen ist (Fig. 23).

Noch andere haben eine sack- oder hutförmige Gestaltung, die weniger allgemein abgebildet ist als die vorher genannten Zellformen (Fig. 21, 22).

Bald ist das breitere Ende nach unten, bald nach oben gerichtet.

Sowohl die einen, als die anderen Formen der beschriebenen Becherzellen sind häufig mit Fortsätzen ausgerüstet. Um diese mit Sicherheit zu erkennen, ist die Untersuchung von Zupfpräparaten durchaus unentbehrlich. Die Fortsätze treten nicht immer nur einzeln auf. man findet vielmehr auch deren zwei und drei. Die Fortsätze gehen gewöhnlich von der Basis ab. Die Zellen, bei denen nur ein Fortsatz vorhanden ist, der von der Mitte der Basis abgeht, entsprechen den sogenannten gestielten Becherzellen (Fig. 24). Allein dieses ist bei weitem nicht immer der Fall. Manche Zellen sind mit zwei Fortsätzen von ungleicher Länge ausgestaltet, deren Anlage nicht immer symmetrisch ist. So kann z. B. einer der Fortsätze die Längsaxe der Zellen verlängern, während der andere seitlich abgeht. An kugeligen Becherzellen, wie sie beim Kaninchen zahlreich zu beobachten sind, kann man bemerkenswerter Weise die Fortsätze nicht von der Basis, sondern von dem unteren Ende der Seitenflächen abgehen sehen (Fig. 25). An den Zellen, die mit drei Fortsätzen versehen sind, haben wir die Fortsätze eine dreifussartige Figur bilden sehen (Fig. 22). Die fraglichen Fortsätze sind meist nur fein, manchmal überaus fein und zeichnen sich durch eine hellere homogene Beschaffenheit von dem granulierten Teil des Zellleibes aus. Ein Porus ist an allen geschilderten Becherzellformen sicher zu erkennen. Nur stellt er sich durchaus nicht an allen Zellen in Profilansicht dar. Man glaubt manchmal beim ersten Anblick eine geschlossene Becherzelle vor sich zu haben. Untersucht man aber das Objekt genauer bei verschiedenen Einstellungen, so lässt sich der Porus unschwierig auffinden: nur entspricht er dann nicht immer genau der Zellspitze, sondern ist oft etwas seitlich geneigt (Fig. 21). Dieses Verhalten des Porus kann natürlich auch durch eine künstliche Knickung der Zelle bedingt sein.

Soviel was die allgemeine Beschaffenheit der Becherzellen betrifft. Einige Strukturverhältnisse sollen noch genauer beschrieben werden.

Der Porus ist von verschiedener Weite. Gewiss soll in dieser Hinsicht auch der Wirkung der Reagenzien Rechnung getragen werden. Sicher kann durch Quellung der oberflächliche Teil des Bechers erweitert und sogar aufgelöst werden. Aber auf solche Kunstprodukte kommt es hier nicht an, denn leicht kann man die eingetretenen Macerationserscheinungen erkennen. Es handelt sich hier um Zellen, deren Porus scharf und regelmässig umgrenzt ist. An manchen Zellen kann ein auf den Porus aufgesetzter Rand nicht wahrgenommen werden. An mehreren anderen Zellen hingegen ist ein solcher sicher zu unterscheiden.

Man sieht in diesem Falle, dass die Zellmembran im Bereiche des Porus zuerst sich halsartig einschnürt und sich dann nach aussen umbiegt, sodass eine kragenartige Erhebung entsteht, die, wenn auch von geringer Höhe, mit starken Linsen sehr gut wahrzunehmen ist. Natürlich kann die kragenartige Erhebung garnicht oder nur andeutungsweise gesehen werden, wenn der Porus sich nicht scharf im Profil darstellt, oder von oben betrachtet wird. Der den Porus umgrenzende Rand unterscheidet sich gewöhnlich durch sein hyalin-glänzendes Aussehen von dem Inhalt des Bechers. Aus dem Umstande, dass an vielen Zellen, die schon einen Teil des Inhalts entleert haben, die Öffnung des Porus trotzdem enger ist, als der darunter liegende erweiterte Teil der Becherzelle, sowie auch aus dem Verhalten der kragenartigen Erhebung kann geschlossen werden, dass der Membran eine nicht unbedeutende Elastizität zukommt, die der Erweiterung der Öffnung entgegenwirkt.

Von dem, was in betreff des Inhalts der Becherzellen die Befunde an Zupfpräparaten ergeben, ist folgendes hervorzuheben: Wie bekannt, unterscheidet man am Inhalt des Bechers ein lichtbrechenderes Netzwerk (Filarmasse) und eine dazwischen liegende, sehr durchsichtige Zwischensubstanz (Interfilarmasse). Die Bälkchen des Netzwerkes stellen sich durchaus nicht als homogen gebaute Stränge dar, sondern bestehen aus aneinander gereihten, lichtbrechenden Körnchen. Da, wo die Bälkchen weitmaschiger angelegt sind, lassen sich an denselben etwas dichtere Knötchen und dünnere Zwischenstücke unterscheiden. Die Bälkchen des Netzwerkes sehen nicht wie starre Stränge aus (wie es z. B. am grössten Teil der Figuren in der Abhandlung von List

dargestellt ist), sondern erscheinen als zarte, granulierte Fädchen.

In betreff der Anordnung des Netzwerkes sind Unterschiede je nach den verschiedenen Zellen und Regionen der einzelnen Zellen wahrzunehmen. An den Becherzellen von gestreckter Form, an denen ein gut umgrenzter Porus vorhanden ist, kann man zunächst eine hellere, dem Porus zugewandte Region, und eine tief gelegene, von dichterer und granulierterer Beschaffenheit unterscheiden. Da wo der Becher am meisten erweitert ist, sind die Bälkchen bedeutend weitmaschiger angelegt, die hyaline Zwischensubstanz hingegen besonders entwickelt. Man darf sich aber die dichtere und granuliertere Region des Bechers nicht als ein scharf umgrenztes Gebilde vorstellen. Bald ist sie mehr auf einen bestimmten Raum beschränkt, bald mehr zerstreut angelegt. Aber in der grossen Mehrzahl der Fälle lässt sich diese Einteilung durchführen. In der granuliert erscheinenden Region ist das Netzwerk viel dichter und engmaschiger angeordnet. Häufig sieht man noch, dass sich das Netzwerk in unmittelbarer Nähe des Kernes wieder auflockert und dass infolgedessen um den oberen Teil des Kernes ein heller Hof zustande kommt. An manchen Zellen sind in diesem hellen Hofe immerhin noch feine Bälkchen zu sehen, während er an anderen Zellen ganz homogen aussieht. Der letztere Befund wurde hauptsächlich an solchen Zellen gemacht, deren Kern an der Oberseite abgeflacht oder eingekerbt erscheint.

Immerhin möchten wir die Möglichkeit eines artifiziellen Zustandekommens dieses hellen Raumes nicht gänzlich ausschliessen, wenn er auch an frisch zerzupften und ungefärbten Präparaten zur Anschauung gelangen kann. Besonders anschaulich tritt die Einteilung in eine helle und in eine granuliertere Region an Zupfpräparaten hervor, die mit Methylviolett gefärbt wurden, weil sich hierbei die Bälkchen des Netzwerkes ziemlich intensiv färben. Aber auch an Pikrokarmin-Präparaten ist die fragliche Einteilung mit Sicherheit zu erkennen. Da wo die granulierte Region besonders lokalisiert und zusammengedrängt erscheint, hat sie das Aussehen eines vielmaschigen Knotenpunktes, von dem Protoplasmazüge in die hellere Region ausstrahlen (Fig. 21, 24). Im Bereiche des Zentrums des körnigen Knotenpunktes lässt sich eine bestimmte Richtung der Bälkchen

nicht herausfinden; sie bilden vielmehr ein unregelmässiges, dichtes Netzwerk. Von diesem Ausgangspunkte aus lassen sich aber einzelne gesonderte Bälkchen verfolgen, teils nach seitwärts und unten, teils in der Richtung nach dem Porus. In manchen Zellen treten die letztgenannten Züge zu einer kegelförmigen Figur zusammen, deren Spitze über den Porus hinausragt. Im Zusammenhang mit diesem Befund ist noch zu erwähnen, dass man in manchen Fällen durch den Porus eine Anzahl von büschelartig angelegten Fädchen austreten sieht (Fig. 24).

Ihrer Beschaffenheit gemäss entsprechen diese Fädchen der Filarmasse. Sie scheinen in eine homogene Substanz eingelagert zu sein.

Zu erwähnen ist noch, dass in dem geschilderten Knotenpunkte auch namhaft dickere Körner vorkommen können. Gerade in betreff der relativen Entwicklung des granulierten Netzwerkes oder hellen Zwischensubstanz sind je nach den Zellen Unterschiede wahrzunehmen. In den einen Zellen ist der granulierte Anteil weit mehr entwickelt als in anderen, wo er merkbar reduziert ist, d. h. wo die Bälkchen viel sparsamer und weitmaschiger angelegt sind und zwar hauptsächlich nach oben und seitwärts. Dieser Unterschied steht wohl gewiss mit dem Absonderungsprozess der Zellen im Zusammenhang, eine Ansicht, die durch folgenden Befund gestützt werden kann. So findet man namentlich Zellen, deren oberer, dem Porus zugewendeter Teil besonders arm an granulierten Bälkchen ist. Der fragliche Becherteil kann dabei sowohl aufgebaucht, als auch schlaff erscheinen, und im letzten Falle sieht man häufig an der Wand des Bechers quer gerichtete, zirkuläre Falten.

Diese Faltung lässt sich zwanglos erklären, wenn man annimmt, dass Sekret ausgetreten ist; während das zuerst genannte Verhältnis einem Stadium vor der Sekretion entspricht. Zu bemerken ist noch, dass auch in den Zellen, die einen grossen Teil des Inhalts bereits entleert haben und an welchen der Becher als ein schlaffer, zum Teil gefalteter Sack erscheint, in der Tiefe noch eine granulierte Region zurückbleibt. Der granulierte, an den Kern anstossende Teil hat noch am meisten von der Struktur des unmodifizierten Protoplasma beibehalten.

Die Beschaffenheit des Kernes der Becherzellen ist eine verschiedene. Die Unterschiede beziehen sich auf die Lage des

Kerns, auf seine Abflachung und mehr oder weniger regelmässige Gestaltung, auch auf die Sichtbarkeit der Nukleolen. Der Kern entspricht nicht immer dem unteren Pole der Zelle, er kann vielmehr auch etwas seitwärts gelegen sein. An vielen Zellen, die mit einem deutlichen Porus ausgestattet sind, erkennt man einen ovalen oder elliptischen Kern, der nur eine unbedeutende Einkerbung am oberen Rande aufweisst. In diesen Kernen kann ein gut entwickelter, stärkerer Nucleolus wahrgenommen werden. Man könnte einwenden, dass es sich nicht um kugelige Kerne handelt, und dass auch abgeplattete Kerne rundlich oder oval umgrenzt erscheinen können, wenn sie seitlich gelegen sind und sich nicht im Profil, sondern in Flächenansicht darstellen. Wenn auch diese Möglichkeit für viele Fälle nicht nur nicht ausgeschlossen ist, sondern sogar angenommen werden muss, so steht dennoch fest, dass in den Becherzellen Kerne zu finden sind, die nur unbedeutend abgeplattet sind und sogar solche, deren Querdurchmesser vom Höhendurchmesser an Ausdehnung übertroffen wird. An anderen Zellen ist der Kern sehr bedeutend schalenförmig abgeplattet. Der obere Rand kann ausgezackt erscheinen. Diese Kerne sind wohl durchschnittlich dunkler tingiert als die vorher beschriebenen. Es sei beiläufig bemerkt, dass solche Kerne nicht durchweg als degenerierte betrachtet werden sollen. In vielen Fällen kann man sich überzeugen, namentlich wenn man die Kerne in Flächenansicht untersucht, dass sie einen gut gefärbten Nucleolus besitzen.

Die kugeligen Formen der Becherzellen, wie man sie, wie schon erwähnt, beim Kaninchen findet, eignen sich weniger gut als die vorigen für das Studium des Kernes.

In den Zellen, an denen der Porus deutlich wahrnehmbar ist, liegt der Kern ganz am Grunde und hat in Profilansicht eine bald linsenförmige, bald auch sichelförmige Gestaltung. Auch in diesem Falle lässt sich an den Zellen, wenn man den Kern in Flächenansicht zu sehen bekommt, ermitteln, dass er oval-rundlich konturiert ist und Nukleolen besitzt.

IV. Besprechung der Befunde.

Schreiten wir nun zu der Vergleichung der geschilderten Befunde in betreff der Anordnung und des Baues des Epithels des dritten Augenlides mit dem, was in den Arbeiten anderer

Forscher gegeben ist. Es ist zunächst zu bemerken, dass die Arbeiten, die sich auf dieses Thema beziehen, die Struktur der Bindehaut der Augenlider im allgemeinen berücksichtigen. Eine Arbeit, die sich speziell auf das dritte Augenlid der Säugetiere bezieht, haben wir nicht finden können.

In der älteren Arbeit von Stieda (1867), wo der Bau der Augenlidbindehaut des Menschen speziell berücksichtigt ist, finden wir eine Besprechung der früheren diesen Punkt berührenden Literatur.

In betreff der letzteren kann auf die erwähnte Arbeit verwiesen werden.

Stieda hebt die auseinandergehenden Ansichten über den Bau des Augenlidepithels hervor.

So hat Krause (1842) dieses Epithel als „gemischtes", teils aus Zylinderzellen, teils aus Plattenzellen bestehend, beschrieben.

Leydig, Koelliker und Hessling bezeichnen dieses Epithel als „geschichtetes Pflasterepithel", wobei Koelliker noch besonders bemerkt, dass die oberen Zellen vieleckig und leicht abgeplattet erscheinen. Nach Gerlach und Loewig hingegen soll der Palpebralteil der Bindehaut von Zylinderepithel überzogen sein. Die Arbeit von Stieda berücksichtigt insbesondere die Angabe von Henle über die tubulösen mit Zylinderepithel bekleideten Drüsen beim Menschen. Was das Epithel am Tarsalteil anlangt, so schildert es Stieda beim erwachsenen Menschen als geschichtetes Plattenepithel, beim Kinde hat er hingegen Zylinderepithel gefunden. Das Vorhandensein der Henle'schen Drüsen hat er nicht bestätigen können, wohl aber Furchen, die im Gegensatz zu der Oberfläche mit Zylinderepithel bekleidet sind. Die Furchen stehen, wie Horizontalschnitte ergeben, miteinander in Verbindung. Hingegen hat er das Vorkommen der Krause'schen Schleimdrüsen an der Übergangsfalte der Conjunctiva bestätigt gefunden. Wir finden auch hier eine Angabe über das Vorkommen von Becherzellen im Epithel, die Stieda für ebensolche Zellen hält, wie die von Schulze an anderen Objekten beobachteten und als Schleimzellen beschriebenen. In Figur 3 der Arbeit sind auch Becherzellen, die auf die Oberfläche münden, abgebildet.

In dem älteren, speziell dem Kaninchen gewidmeten Werke von Krause (1868) finden wir wohl Angaben über das dritte Augenlid, doch keine nähere Schilderung des Epithels.

In dem Handbuche von Stricker (1871) wird das Epithel des Tarsalteiles des Augenlides als geschichtetes Plattenepithel mit stark abgeplatteten obersten Zellagen bezeichnet, während im Bereiche des Gewölbes der Bindehaut das Epithel 2—4schichtig ist, und die obersten Zellen mehr kegelförmig oder zylindrisch, der tiefer gelegenen polyedrisch oder rundlich gestaltet sind.

Nach Waldeyer (1874), dessen Angaben sich auf den Menschen beziehen, ist das Epithel der Conjunctiva vorwiegend ein zweischichtiges. Die obere Lage besteht aus Zylinderzellen, die mit einem hyalinen Saum am freien Ende versehen sind; die untere aus rundlich-kubischen Zellen. Die Formen der oberen Lage sind übrigens sehr wechselnd, sodass man statt der Zylinder viel kürzere und dickere, fast kubische Formen findet. Nur in den Buchten zwischen den Vorsprüngen des Epithels ist das Epithel mehrschichtig und weist wenig faltige Formgestaltungen auf. Das Epithel enhält reichlich Becherzellen, die durch eine Metamorphose der äusseren Epithelzellen entstehen.

Wie sehr die Angaben über die Beschaffenheit des Conjunctivalepithels auseinandergehen, kann man noch aus folgender Charakterisierung von W. Krause (1876) ersehen: „Das Epithelium hat in der tiefsten Schicht zylindrische, auf dem Papillenmantel senkrecht stehende, mit Becherzellen untermischte Zellen, nach seiner freien Oberfläche hin werden die Zellen, „gewöhnliches Plattenepithel". Im Übergangsteil findet man geschichtetes Plattenepithel.

Von den Angaben Pfitzners (1897) ist hervorzuheben, dass er eigentümlicher Weise die Becherzellen des Conjunctivaepithels beim Kaninchen nicht als solche, sondern als Leydigsche Zellen betrachtet. Sie liegen in einem nicht zu niedrigen Epithel mit gestricheltem Kutikularsaum. Pfitzner zieht diese Deutung der Becherzellen einer Betrachtung über die Metamorphose der Oberhaut bei den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere heran, um eine Analogie zwischen dem Epithel der Bindehaut und der Oberhaut der Fische durchzuführen. Die soeben zitierte Angabe von Pfitzner über das Fehlen der Stomata an den Becherzellen (seinen Leydig'schen Zellen), ist aber neuerdings in Abrede gestellt worden.

So lesen wir bei v. Ebner (1902):

„Ich sehe aber an zahlreichen mit Hämatoxylin gut gefärbten Becherzellen ebenso deutliche Stomata, wie an jenen des Darmes“ (pag. 885).

In dem neulich erschienenen Schlussbande des grossen Koelliker'schen Handbuches (bearbeitet v. Ebner) finden wir folgende Angaben über die feinere Struktur des Epithels der Bindehaut. In einiger Entfernung von dem Lidrande geht das geschichtete Pflasterepithel, das sich an dieser Region vorfindet, in ein geschichtetes Zylinder- oder „Übergangsepithel“ über, dessen oberflächlichste Zellen mit einem Kutikularsaum versehen sind.

In das Zylinderepithel sind Becherzellen eingebettet. Weiterhin nach der Grenze des Tarsalteiles, da wo die Schleimhaut von zahlreichen Grübchen durchsetzt ist und das Stroma einen adenoiden Charakter annimmt, ist das Epithel meistens niedrig, oft nur zweischichtig. In der Gegend des Fornix wird das Epithel mehrreihig oder deutlich geschichtet und enthält reichliche Becherzellen.

Überhaupt findet v. Ebner, dass gleich dem Epithel der Harnröhre dasjenige der Conjunctiva „grosse individuelle Verschiedenheiten aufweist, sodass keine allgemein gültige Schilderung zu geben ist“.

In der kleinen vergleichenden Anatomie der Haussäugetiere von Franck finden wir die Angabe, dass man an dem festhaftenden Teil der Conjunctiva ein geschichtetes Plattenepithel findet, im weiteren Verlaufe ein hohes Zylinderepithel.

In dem Grundrisse der vergleichenden Histiologie von Ellenberger und Günther (1901) findet man folgende Angabe:

„Die Conjunctiva palpebrarum besitzt einen Papillarkörper und ein mehrschichtiges Zylinderepithel mit Becherzellen, dessen oberflächlichste Zellen (und ausnahmsweise auch darunter gelegene) abgeplattet sind. sodass es dann dem Plattenepithel ähnlich wird.“

Wir haben uns natürlich in der vorstehenden historischen Übersicht an dem Epithel des Lidapparates gehalten, weil wir uns bei der Untersuchung auf dieses Objekt beschränkt haben. Nun lässt sich aber auch noch an anderen Schleimhäuten eine gewissermassen analog beschaffene Epithelbekleidung auffinden,

so z. B. in der Harnblase, und bei den Amphibien insbesondere, wovon wir bei Schiefferdecker (1884) Angaben finden.

Doch können wir nicht, ohne aus dem Rahmen dieser Arbeit allzusehr herauskommen, die hierher gehörenden durchaus zerstreuten Angaben näher in Betracht ziehen.

Wenn wir die soeben geschilderten Angaben zusammenfassen, so fallen die zum Teil stark auseinandergehenden Befunde der Autoren in betreff der Beschaffenheit des Epithels der Conjunctiva im allgemeinen sehr ins Auge. Es war an dieser Schleimhaut geschichtetes Pflasterepithel, geschichtetes Zylinderepithel und zweireihiges Epithel gefunden worden, und zwar beziehen sich die Abweichungen sowohl auf die verschiedenen Regionen der Bindehaut, als auch auf gewisse Regionen derselben bei verschiedenen Autoren.

Es steht fest, dass die Beschaffenheit des Epithels sich je nach den Gegenden modifiziert (Lidrandregion, Tarsalteil, Gewölbe). Einige der Forscher, wie Waldeyer, von Ebner, heben die Mannigfaltigkeit des Epithels an der Bindehaut besonders hervor. von Ebner insbesondere bedient sich des Ausspruches „Übergangsepithel“, um das Epithel an einigen Regionen zu charakterisieren.

Trotzdem man aber hier und da Angaben über das genannte Epithel findet, ist es dennoch in eingehender Weise nicht besprochen worden. Von mehreren ist ferner das Vorhandensein eines Kutikularsaumes an den zylinder- oder kegelförmigen Zellen geschildert worden. In sozusagen übereinstimmender Weise wird von reichlich eingestreuten Becherzellen gesprochen; die vereinzelte Deutung derselben nach Pfitzner ist schon besprochen worden. An der unteren Lage des geschichteten Zylinderepithels wurden rundlich-kubische oder platt-rundliche Zellen beschrieben (Stricker, Waldeyer). Von der grossen Mehrzahl der Autoren werden die Einsenkungen des Epithels nicht als Drüsen, sondern als Faltungen der Oberfläche angesehen, wobei aber eine Veränderung der Struktur beobachtet wurde.

Wenn wir nun also zu der Vergleichung unserer Befunde mit den zitierten Angaben schreiten wollen, so muss wieder vorausgeschickt werden, dass es sich bei den letzteren nicht um das dritte Augenlid insbesondere handelt, sondern um den Lid-

apparat im allgemeinen und zwar hauptsächlich den des Menschen. Wenn auch schon von vornherein eine vollständige Übereinstimmung der Befunde nicht zu erwarten ist, so lassen sich dieselben dennoch in mancher Hinsicht in Einklang bringen.

So findet man auch am dritten Augenlide der untersuchten Säugetiere, dass die Epithelbekleidung je nach den Regionen bedeutende Abweichungen zeigt. Am Randteil sowohl der äusseren, als der inneren Fläche findet sich ein typisches geschichtetes Pflasterepithel, das sich ausserdem bei mehreren Säugetieren durch eine starke Pigmentierung auszeichnet. Im weiteren Verlaufe hingegen findet man ein gemischtes Epithel, dessen Dicke sowohl an der Aussenfläche, als auch im Vergleich zu der Innenfläche verschieden ist. Bald ist das Epithel deutlich vielschichtig, bald enthält es nur drei oder sogar nur zwei Kernreihen. Ausserdem ist der Charakter des gemischten Epithels nicht überall in gleicher Weise ausgesprochen, und das gemischte Epithel geht in ein Zylinderepithel über. Auch im Epithel des dritten Augenlides der Säugetiere sind Becherzellen zahlreich vertreten. Nur im Bereiche des geschichteten Plattenepithels fehlen sie gänzlich. Ferner sind auch am dritten Augenlide Faltungen des Epithels wahrzunehmen (Schaf, Katze), die man denjenigen an der menschlichen Conjunctiva an die Seite stellen kann. Auch an diesem Epithel finden sich unregelmässige, polyedrische oder sogar mehr rundlich abgeplattete Basalzellen, wie sie von Waldeyer und Stricker erwähnt wurden, während in dem geschichteten Pflasterepithel der Randregion die unterste Schicht von regelmässig gestalteten Zylinderzellen eingenommen wird.

Von den hier geschilderten Einzelbefunden an der feineren Struktur des gemischten Epithels, wie es sich am dritten Augenlide mehrerer Säuger gestaltet, soll nun folgendes hervorgehoben werden. Die oberflächlich gelegenen und dem Epithel so eigentümlichen Zellen haben in der angeführten Literatur keine eingehendere Schilderung und Würdigung erhalten, und dennoch unterscheiden sich diese mit einem dicken Kutikularsaum versehenen Zellen sowohl von den Deckzellen des typischen Pflasterepithels, als auch von der oberflächlichen Zelllage typischer geschichteter Zylinderepithelien.

Sowohl an diesen Zellen, als auch an den Zylinderzellen lassen sich ausgeprägte Rippenbildungen wahrnehmen. Diese Rippenbildungen sind besonders deutlich da vertreten, wo die Zellen mit den Becherzellen in räumlicher Beziehung stehen. Es lässt sich ganz genau ermitteln, dass die ausgebauchten Becher in Aushöhlungen der benachbarten und zum Teil auch überdeckenden Zellen hineinpassen. Dünne flügelartige Fortsätze können in dieser Weise entstehen. In sehr anschaulicher Weise tritt hier die Einwirkung zu Tage, die infolge von Druckverhältnissen, die bei der Entwickelung der Zellen ausgeübt werden, entstehen muss. Die Becherzellen insbesondere liefern ein anschauliches Beispiel der Grössenzunahme, die eine Zelle im Verlaufe ihrer Entwickelung erfährt. Infolge der Einwirkung des Bechers muss natürlich ein Druck auf die benachbarten Zellen ausgeübt werden. An den letzteren müssen Aushöhlungen entstehen. So finden wir, da wo zwei beieinander liegende Becherzellen durch eine Zwischenzelle getrennt sind, dass an dieser zwei ausgehöhlte Seitenflächen und Rippen wahrzunehmen sind. Analoge allerdings weniger demonstrative Bildungen (Rippen, Einkerbungen) können auch unabhängig von den eigentlichen Becherzellen beobachtet werden und namentlich da, wo an den einzelnen Zellen grosse Verschiedenheiten im Querdurchmesser zu sehen sind, und gerade im gemischten Epithel sind solche Verhältnisse vertreten.

Ein anderer an den eben erwähnten sich anzuschliessen scheinender Befund betrifft das Vorkommen von besonders eckigen, oft verzweigten, wie zusammengepresst aussehenden Zellen in den mittleren Schichten des Epithels (Fig. 16, 17). Ob solche Zellen auch in anderen Epithelien vorkommen, darüber fehlt uns die Erfahrung. Es war bei der Beschreibung der Befunde hervorgehoben, dass es sich durchaus nicht um eine künstliche Schrumpfung der Zellen handelt, sondern um eine besondere Zellart. Auch die Analogie, die in gewisser Hinsicht zwischen diesen Zellen und z. B. Gliazellen besteht, ist ebenfalls schon betont worden.

Es ist anzunehmen, dass auch diese Zellen durch das ungleiche Wachstum benachbarter Zellen und die daraus folgenden Druckverhältnisse bedingt sind.

Ein weiterer Befund, von dem wir aber durchaus nicht sagen wollen, dass er nur in dem Epithel des dritten Augenlides wahrzunehmen ist, bezieht sich auf das häufige Vorkommen von Fortsätzen an den verschiedenen Zellformen dieses Epithels, sowohl an zylindrischen, kegelförmigen, pyramidalen, als auch Becherzellen. Die Fortsätze können einfach, doppelt und sogar in Mehrzahl auftreten, und erreichen manchmal eine beträchtliche Länge. Beim Studium der Verbindung der Epithelzellen dürfen diese Verhältnisse nicht ausser Acht gelassen werden. So könnte eine Zelle, von der man dem Bilde des Schnittpräparates zufolge geneigt sein würde, anzunehmen, dass sie nur einem Teil der ganzen Epitheldicke angehöre, vermittels eines längeren Fortsatzes tiefere, ja tiefste Schichten erreichen. Die auseinander weichenden Zellfortsätze können andere Zellen umfassen. Besonders scheint dies der Fall zu sein, bei den Zellen, die mit den rundlich eckigen Basalzellen in Beziehung stehen.

Bezüglich der Becherzellen insbesondere lässt sich feststellen, dass zwischen den abgehenden Fortsätzen andere kleinere Zellarten Platz finden. Es ist merkwürdig, dass von diesen Verhältnissen in den vielen vorhandenen Abbildungen, die von Becherzellen gegeben worden sind, sich keine Andeutungen finden, abgesehen natürlich von den zentral abgehenden Stielen.

Von dem Standpunkte der Verbindung der Zellen untereinander betrachtet, ist es auch nicht uninteressant, den Zellen Beachtung zu schenken, deren breiterer Teil der tieferen Schicht der Epithelbekleidung zugewendet ist, und die nach der Peripherie hier mehr oder weniger sich verjüngen, ein gerade entgegengesetztes Verhältnis im Vergleich zu dem Verhalten einer grossen Anzahl oberflächlich gelegener Zellen von kegelförmiger oder pyramidaler Gestaltung. Wenn wir diese Zellform an dieser Stelle besonders hervorheben, so geschieht dies aus dem Grunde, dass in den Angaben über die Struktur des Conjunctivaepithels, namentlich in den älteren (Waldeyer), davon keine besondere Erwähnung zu finden ist.

Es ist von vornherein einleuchtend, dass zwischen den peripherwärts sich verjüngenden Enden der zuletzt erwähnten Zellen Räume entstehen, in welche die entgegengesetzt beschaffenen Zellen hineinpassen würden, ein Umstand, der natürlich nicht nur diesem Epithel eigentümlich ist. Einige besonders

schmale Zellformen dieser Art, die ausserdem in ein starres Stäbchen auslaufen, erinnern gewissermassen an die Stiftzellen, die Koelliker in der Epidermis von Froschlarven beschrieben hat.

In recht ergänzender Weise hinsichtlich der Architektonik des Epithels, kommen nun noch die Zellformen in Betracht, die sich nach beiden Enden verjüngen und eine spindelförmige Gestalt aufweisen.

Von den Basalzellen endlich sollen diejenigen Formen betont werden, an denen einige nach oben oder seitwärts gerichtete Fortsätze vorkommen können.

Von den drüsenartigen Gebilden in der Bindehaut war schon vorher hervorgehoben worden, wie sehr die Angaben über diese Verhältnisse beim Menschen auseinandergehen und dass die neueren Autoren diese Drüsen als Faltenbildungen deuten, insoweit es auf den Tarsalteil ankommt. Den neuesten schon weiter oben zitierten Angaben (von Ebners) zufolge, sind diese beim Menschen „schlauchförmige" Drüsen vortäuschende Rinnen und Falten mit einem niedrigen, oft etwa nur zweischichtigen Epithel bekleidet. An der Schleimhaut des dritten Augenlides der Säuger kommen, wie gesagt, ebenfalls Falten vor.

Die Epithelbekleidung kann im Bereiche derselben eine namhafte Dicke erreichen, doch findet man hier auch unzweideutige Krypten, die als einfache zum Teil auch zusammengesetzte Drüsen angesehen werden müssen. Die drüsenförmigen Krypten enthalten besonders reichliche Becherzellen und sind also als Schleim secernierende Organe aufzufassen.

In betreff der Unterschiede, die man in dieser Hinsicht beobachten kann, verweisen wir auf die Schilderung der einzelnen Befunde. Es sei noch beiläufig bemerkt, dass solche Schleimkrypten an der Conjunctiva des Augenlides der weissen Ratte schon von Löwenthal beschrieben und abgebildet wurden. Diese Krypten können gewiss den einfachen acinösen Drüsen, die man in der Nickhaut des Frosches findet, an die Seite gestellt werden.

In Anknüpfung an das zahlreiche Vorkommen von Becherzellen im Epithel des dritten Augenlides, möchten wir einige allgemeine Betrachtungen über die Struktur dieser Zellen folgen lassen. Wenn wir unsere Befunde mit den Abbildungen, die von anderen Forschern, z. B. so zahlreich von List, gegeben worden

sind, vergleichen, so können wir nicht umhin, gewisse Unterschiede zu bemerken. Es ist wahr, dass unsere Befunde sich auf Zupfpräparate beziehen, während die anderen sich vorwiegend auf Schnittpräparate berufen. Es soll hier nicht mehr von den Unterschieden in betreff der Fortsätze die Rede sein, sondern von der feineren Zellstruktur. Für eine grosse Anzahl von Becherzellen, wie man sie an Zupfpräparaten des Epithels des dritten Augenlides wahrnimmt, trifft das schematische Bild eines den grössten Zellanteil durchziehenden Netzwerkes nicht zu. Ohne wieder in eine weitläufige Schilderung dieser Verhältnisse einzugehen, soll nur das Resultat hervorgehoben werden. In vielen Zellen, die einen deutlichen Porus besitzen, lässt sich häufig unweit von dem Kerne eine dichter angelegte und besonders gekörnte Insel erkennen, zu der die Anordnung der Bälkchen des übrigen Becherteiles manchmal in gewisser deutlicher Beziehung steht. In dieser Insel kommen dickere Granula vor. Was die Abbildungen von List betrifft, so lässt sich an denselben nur erkennen, dass in manchen Zellen eine Stelle vorhanden ist, an der das Netzwerk dichter angelegt und die Zwischensubstanz (Interfilarmasse) mitgefärbt ist. An einigen Zellen (in den Listschen Abbildungen) sieht man noch am Grunde des Bechers eine tief gefärbte Kappe, in der die Balken dicht, sogar parallel aneinander gereiht sind.

Solche Bilder aber haben wir an unseren Zupfpräparaten nicht wahrgenommen. Von der Beschaffenheit der Bälkchen des Netzwerkes lässt sich überhaupt bemerken, dass sie an den Zupfpräparaten nur zart und von körniger Struktur sind. Starre homogene Balken, wie sie in der grossen Mehrzahl der List'schen Figuren abgebildet sind, kommen an Zupfpräparaten nicht zur Anschauung. Natürlich könnten diese Unterschiede auf die verschiedenen Untersuchungsmethoden zurückgeführt werden. Ferner war in unseren Präparaten an vielen Becherzellen eine besondere büschelförmige Anordnung der Bälkchen nach dem Porus hin zu bemerken, wobei man dieselben noch eine Strecke weit nach aussen von dem Porus verfolgen konnte.

Dass dieser Befund zu der partiellen Ausstossung des granulierten Becheranteiles in Beziehung steht, würde in diesem Falle kaum zu bestreiten sein Dieser Befund ist somit geeignet, die Angaben von mehreren Forschern zu stützen, denen zufolge

die Sekretion sich zugleich auf die Protoplasmazüge (Bälkchen des Netzwerks) und die helle Zwischensubstanz erstreckt. Bemerkenswert aber ist der Umstand, dass die zuletzt erwähnten Verhältnisse an anderen Objekten, und da wo dieselbe Untersuchungsmethode angewandt wurde, augenscheinlich nicht wahrgenommen, oder wenigstens nicht erwähnt wurden.

So sieht man z. B. davon gar keine Andeutung in den sonst so fein wiedergegebenen Zeichnungen der Becherzellen vom Frosch nach Behandlung mit $^1/_3$ Alkohol und Färbung mit Pikrokarmin, die man in dem Handbuche von Ranvier findet.

Sollten die Unterschiede in den Befunden dadurch erklärt werden, dass die in Rede stehenden Verhältnisse einfach übersehen wurden, oder sollte der Unterschied in den verschiedenen Untersuchungsobjekten seinen Grund haben. Gewiss können einige Unterschiede in betreff des Inhaltes der Becherzellen wahrgenommen werden. Es würde hier am Platze sein, einige Befunde zu erwähnen, die zwar nicht die Becherzellen in der Conjunctiva der Säuger, sondern diejenigen in der Mundschleimhaut und dem Oesephagus des Frosches betreffen.

Untersucht man das Froschepithel aus den genannten Gegenden nach der Behandlung mit $^1/_3$ Alkohol an ungefärbten Zupfpräparaten, so fallen in manchen Becherzellen relativ grosse regelmässige Granula von häufig leicht gelblicher Schattierung auf, die den ganzen Becher prall ausfüllen. Diese Granula können nach der Behandlung mit $^1/_3$ Alkohol gefärbt werden und namentlich mit Gentianaviolett, wie es schon bei einer anderen Gelegenheit von Löwenthal angegeben wurde. Setzt man ein wenig von diesem Farbstoffe (einige Tropfen alkoholische Lösung auf eine kleine Urschale Wasser) dem Präparate zu, so färben sich die Granula recht anschaulich und sehr intensiv (Fig. 32—34). Die Granula scheinen eine besondere Affinität zu diesem Farbstoff zu haben; nach Zusatz von Methylviolett bleiben sie ungefärbt. Es sei noch bemerkt, dass nach Behandlung mit essigsaurem Methylgrün oder mit Pikrokarmin diese Granula ebenfalls ungefärbt bleiben und somit gänzlich übersehen werden können.

Gefärbte Granula kann man nicht nur im Inhalte des Bechers, sondern auch in dem entleerten Pfropfe mit Gentianaviolett darstellen. An einigen Zellen lässt sich unter diesen

Bedingungen beobachten, dass nach aussen von dem Porus längere annähernd parallel gerichtete Sekretzüge ausstrahlen, in denen man auch einige der grossen gefärbten Granula vorfindet (Fig. 32). Dieser Befund weist darauf hin, dass bei der Absonderung die in dem Becher sich bildenden Granula — mindestens teilweise — als solche ausgestossen werden. Wie schon gesagt, liegen die Körner in hellen Sekretzügen, woraus hervorgeht, dass noch Substanz anderer Natur bei der Absonderung entleert wird. Was die chemischen Eigentümlichkeiten dieser Granula anlangt, so sei noch gesagt, dass sie nach Zusatz von diluirter Essigsäure nicht schwinden.

Hingegen werden sie nach Zusatz von verdünnter Kalilauge (2—3 Tropfen 40% Kalilauge auf 3 ccm Wasser) zuerst nur blasser, nach einiger Zeit aber ganz unsichtbar.

Auch an ganz frischen Präparaten kann man Granula in manchen Becherzellen aus der Mundschleimhaut oder dem Oesophagus des Frosches wahrnehmen. Dahingegen wollte es uns nicht gelingen, solche Granula enthaltende Becherzellen mit Sicherheit im Darme aufzufinden.

Die fraglichen nach der angegebenen Methode färbbaren Granula kommen nicht nur in den schlankeren, etwa schlauchförmigen Becherzellen, sondern auch in den angeschwolleneren Zellen vor. An einigen und zwar namentlich den weniger entwickelten Becherzellen sieht man, dass die Granula von dem kernhaltigen Zellteile noch durch eine beträchtliche körnerfreie Schicht getrennt bleiben, während an anderen augenscheinlich mehr fortgeschrittenen und auch bauchigen Zellen die Granula bis hart an den Kern heranreichen.

In der unmittelbaren Nähe des Porus können die Körner ihre ursprünglich runde Form verlieren und eine gestrecktere, beinahe stäbchenförmige Form annehmen und zu Längsreihen, die nach dem Porus ziehen, angeordnet werden.

Diese am Frosch so leicht zu bestätigenden Funde haben wir aber am Epithel des dritten Augenlides bei der Katze und beim Kaninchen nach genau derselben Behandlungsweise nicht auffinden können. Trotz mehreren Untersuchungen haben wir nur Becherzellen ohne grosse Granula an den Zupfpräparaten gesehen. Worauf dieser so merkbare Unterschied beruht, sind wir nicht im Stande mitzuteilen. Sollte es sich nur um verschiedene

Sekretionsstadien handeln, die nur in gewissen Fällen unter nicht näher bekannten Bedingungen zu sehen sind, oder handelt es sich von vorherein um verschiedene Arten von Becherzellen mit chemisch verschiedenem Inhalt? Dies sind Fragen, die fernerer Untersuchung wert sind. Die letztere Möglichkeit scheint die wahrscheinlichere zu sein.

Von dem Vorkommen von gröberen Körnern in den Becherzellen lassen sich in der älteren Literatur nur einige spärliche Angaben auffinden und zwar berufen sich diese Angaben auf die Untersuchung von frischen Objekten. So hat Schulze in seiner älteren Arbeit (1864) an frisch in Speichel untersuchten Becherzellen aus der Mundrachenhöhle einiger Reptilien (Vipera, Emys), den Inhalt der Theka stets aus „zahlreichen in eine helle Grundmasse eingelagerten gröberen, schwach glänzenden rundlichen Körnern bestehend gesehen." Analoge also grobkörnige Zellen hat er noch im Magen von ganz jungen Tritonen und noch in den Becherzellen der Dünndarmzothen bei einigen Fischen, Amphibien, Reptilien, Vögeln und auch Säugetieren gesehen und ebenso an Becherzellen von anderen Epithelien. Über die chemischen Eigenschaften dieser nur an frischen Objekten gesehenen Körnern fehlen in der Arbeit von Schulze nähere Angaben.

Wie wenig Berücksichtigung aber diese Angabe gefunden hat, erhellt aus dem Umstande, dass sie in der späteren Literatur ganz unerwähnt bleibt. Selbst in der umfangreichen Arbeit von List, die eine sehr eingehende historiche Besprechung des Stoffes enthält, ist nicht mehr von dem Schulze'schen Befund die Rede, obwohl die betreffende Arbeit ausführlich resümiert wird.

List gibt eine umfängliche Beschreibung der Filar- und Interfilarmasse (Netzwerk und Zwischensubstanz), ohne die Frage aufzuwerfen, welchem Teile die in den Bechern im frischen Zustande vorkommenden Körner angehören.

Der von Gaupp neubearbeiteten Auflage des Ecker'schen Werkes über die Anatomie des Frosches entnehmen wir die Notiz, dass Biedermann (1886, 1887) zwei Arten von Becherzellen unterschieden hat: grobgranulierte und feingranulierte Becherzellen, und dass er diese verschiedene Beschaffenheit als den Ausdruck von Ruhe- und Sekretionsstadium auffasst.

In der neueren Literatur findet man bei K. E. Zimmermann (1898) eine beiläufige Bemerkung, die sich auf die Becherzellen in den Darmdrüsen bezieht, dass der „Schleim aus grossen Körnern besteht." Diese Körner sollen, wie der Inhalt der Schleimdrüsen, bei Eisenhämatoxylinpräparaten Säure - Fuchsin lieber aufnehmen, als das Sekret der Brunner'schen Drüsen und das Protoplasma. Alles in allem ergibt sich, dass in betreff der Granulafrage in den Becherzellen noch viele Punkte nicht genügend aufgeklärt sind. Ferner sei noch nachgetragen, dass das Netzwerk nicht in allen Zellen gleich dicht angelegt ist. An Zupfpräparaten des Epithels des dritten Augenlides (nach Behandlung mit $^1/_3$ Alkohol und Färbung mit Methylviolett oder Pikrokarmin) lassen sich diese Unterschiede bestimmt erkennen.

Was die Lage der Becherzellen im Epithel anlangt, so geht aus Schnittpräparaten hervor, dass in dem geschichteten Epithel des dritten Augenlides Becherzellen auch in den unteren Schichten vorkommen, wie es bei der Beschreibung der Befunde näher angegeben wurde.

An der betreffenden Stelle wurde schon angegeben, dass oberhalb der tiefer gelegenen Becherzellen hier und da vakuolenartige Räume oder Gänge zwischen den umgebenden Epithelzellen sich vorfinden.

In ganz hypothetischer Weise lässt sich vermuten, dass diese Gebilde vielleicht mit der Entleerung des Sekrets dieser tiefer gelegenen Zellen in Verbindung stehen. Aber die Möglichkeit scheint nicht ausgeschlossen, dass man es hier mit sichtbaren Folgen des Vorrückens der Becherzellen nach der Oberfläche des Epithels zu tun hat.

In betreff der Herkunft der Becherzellen, ist der vorher schon erörterte Befund des Vorkommens von Becherzellen, die mit seitwärts gerichteten Fortsätzen ausgerüstet sind, nicht ohne Interesse; denn man findet analoge Fortsätze häufig auch an anderen zylindrischen Formen der Epithelzellen. Dieser Befund beweist, dass nach eventueller Umbildung von Epithelzellen zu typischen Schleimzellen die Fortsätze erhalten bleiben können.

Es bleiben noch die Befunde zu erwähnen, die sich auf das Vorkommen von Lymphkörperchen im Augenlidepithel beziehen. Es ist dabei hervorzuheben, dass auch eine deutliche eosinophile Reaktion aufweisende Lymphkörperchen im Epithel anzutreffen sind.

Schluss.

Es ist angemessen, eine besondere Art von Epithel, das gemischte Epithel, besonders zu unterscheiden, das sowohl von geschichtetem Pflasterepithel, als auch von geschichtetem Zylinderepithel durch gewisse Merkmale abweicht.

Am dritten Augenlide der Säugetiere findet man ein recht anschauliches Beispiel dieser Epithelart.

Einige Strukturverhältnisse, die für die allgemeine Epithelarchitektonik nicht ohne Interesse sind und sich zum Teil auf innere Druckeffekte zurückzuführen lassen, treten hier klar zu Tage. Diese Druckverhältnisse sind zum Teil durch das ungleiche Wachstum einiger Epithelzellen und insbesondere durch die Ausbildung und wechselnde Grösse der Becherzellen bedingt.

Die Verbreitung dieser Epithelvarietät in anderen Regionen ist eines eingehenderen Studiums wert.

Erklärung der Figuren auf Tafel XIX.

Die Figuren 1—34 beziehen sich auf Zupfpräparate nach Behandlung mit 1/3 Alkohol. Färbung teils mit Methylviolett, teils mit Natron-Pikrokarmin. Die Figuren 20—25 alle nach Färbung mit Methylviolett.

Die Figuren 1—24 beziehen sich auf die Katze.

Die Figuren 25—31 auf das Kaninchen.

Die Figuren 32—34 beziehen sich auf den Frosch; Färbung mit Gentiana-violett.

Mit Ausnahme von Fig. 33 und 34 sind die Abbildungen bei Zeiss Obj. F. gezeichnet; Fig. 33 und 34 bei Leitz Obj. 7.

Die Figuren 35 und 36 beziehen sich auf Schnittpräparate vom Kaninchen

Figur 35. Teil des gemischten Epithels an der äusseren Fläche des dritten Augenlides in kleiner Entfernung von den pigmentierten Warzen. Im Epithel sind zwei Becherzellen zu sehen.

Figur 36. Aus der Epithelbekleidung der inneren Fläche. Im Epithel ist eine Becherzelle und ein mehrkerniges Lymphkörperchen zu sehen.

g = in beiden Figuren Gefäss.

Beide Figuren gezeichnet bei Seiberts VII Wasserimmersion, Ocul. 0. Zeichenapparat nach Abbé.

Literaturverzeichnis.

Stieda. Über den Bau der Augenlidbindehaut des Menschen. Archiv f. mikr. Anat., III., 1867.

Stricker. Handbuch der Lehre von den Geweben, 1871.

Waldeyer. Abhandlung in dem Handbuche der gesamten Augenheilkunde von Gräfe und Sämisch.

W. Krause. Anatomie des Kaninchens, 1868.

Derselbe. Allgemeine Anatomie, 1876, Seite 138—139.

Frank. Kleine vergleichende Anatomie der Säugetiere, Seite 283—284.

Pfitzner. Über das Epithel der Conjunctiva. Zeitschrift f. Biologie, 34. 1897.

Koellickers Handbuch der Gewebelehre, Bd. III, bearbeitet von v. Ebner, 1902, Seite 874—885.

Ranvier. Traité technique d'histologie, II. Edit., Selte 198.

F. E. Schulze. Epithel und Drüsenzellen. Archiv f. mikr. Anat., III., 1867.

Eimer. Über Becherzellen. Virch. Archiv, 42, 1868.

List. Über Becherzellen. Archiv f. mikr. Anat., 27, 1886.

Koelliker. Stiftchenzellen in der Epidermis von Froschlarven. Zool. Anz., 1885.

Schiefferdecker. Zur Kenntnis des Baues der Schleimdrüsen.

Edinger. Über die Schleimhaut des Fischdarmes nebst Bemerkungen zur Phylogenese der Drüsen des Darmrohres. Arch. f. mikr. Anat., 13, 1877, Seite 651.

Ecker und Wiedersheim. Anatomie des Frosches. Letzte Auflage, bearbeitet von Gaupp, III. Abt., 1901, Seite 95.

Zimmermann. Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Archiv f. mikr. Anat., 54, 1898.

N. Löwenthal. Drüsenstudien. Intern. Monatsschrift f. Anat. u. Phys., 13, 1896.

Derselbe. La Cellule et les tissus, 1901, Seite 43.

Ellenberger und Günther. Grundriss der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere. II. Auflage, 1901, Seite 277.



Aus der anatomisch-physiologischen Abteilung des landwirtschaftlichen Instituts der königl. Universität Halle, unter Leitung von Prof. Disselhorst.

Zur Anatomie und Morphologie der Glandula vestibularis maior (Bartholini) bei den Säugetieren.

Von
Dr. **Hugo Rautmann**, Assistent.

Hierzu Tafel XX und 6 Textfiguren.

Beim Einblick in die Literatur über die Scheidendrüsen der weiblichen Säuger, insbesondere unserer weiblichen Haustiere, stellt sich heraus, dass dieselbe bezüglich der Untersuchung ganzer Arten Lücken aufweist, dass manches widersprechend und zum Teil nicht richtig dargestellt wurde. So lassen beispielsweise die Untersuchungen über den feineren Bau der in Frage kommenden Drüsen bei unseren Haustieren gegenüber denen beim menschlichen Weibe viel zu wünschen übrig. Auch fehlen Angaben über die embryonale Entwicklung und die Funktion dieser Gebilde bei Tieren. Bei der Beschreibung des Vestibulum vaginae der kleinen Wiederkäuer sind die Drüsen überhaupt kaum erwähnt. Durch klinische Momente haben diese Organe Anlass zu speziellen Untersuchungen bei Tieren nur selten gegeben. Es schien mir daher eine dankenswerte Aufgabe, dieses Gebiet, soweit mir frisches Material zugänglich war, einer erneuten umfassenden Untersuchung zu unterziehen, zunächst an den Haustieren Rind, Schaf, Katze, Pferd, Schwein und Hund.

In allen Fällen konnte lebenswarmes Material verwandt werden; für die Fixation habe ich mich einer in physiologischer Kochsalzlösung gesättigten Sublimatlösung bedient. Das gut fixierte Material wurde in üblicher Weise in aufsteigend stärkerem Alkohol gehärtet, um weiter in Paraffin eingebettet und geschnitten zu werden. Die auf dem Objektträger vorgenommene Färbung der Schnittserien erfolgte durch Hämalaun, die Kontrastfärbung durch Eosin.

Die von mir gelieferten Beschreibungen entsprechen, da bei den einzelnen Individuen einer Tierart ansehnliche Verschiedenheiten in der Lage und Grösse gefunden werden, dem Durchschnittsverhältnis.

Geschichtlicher Überblick.

Nach meiner Kenntnis der älteren Literatur wurden die im Vestibulum vaginae liegenden Drüsen zuerst bei der Kuh entdeckt und zwar im Jahre 1676 von J. G. Duverney. Diesen bedeutsamen Fund bestätigte Caspar Bartholinus, der das Vorhandensein des Organs auch beim menschlichen Weibe feststellte. Als erster gab er hierüber eine Beschreibung und berücksichtigte vergleichend-anatomisch bei Mensch und Rind das Verhalten des Parenchyms zum Stützgerüst und das der Ausführungsgänge; nach ihm führt die Drüse des menschlichen Weibes den Namen der Bartholinischen. Seine sämtlichen Angaben finden sich in seinem, im Jahre 1679 erschienenen Werke „De ovariis mulierum, et generationis historia epistola anatomica". Bartholinus sah das Homologon dieses Organs in der Prostata des Mannes. Schon vor Duverney sind allerdings, wie ich dem Werke Tiedemanns entnehme, Drüsen an den Genitalien des menschlichen Weibes zur Beschreibung gelangt, so von Galen, R. de Graaf und Vesal schleimabsondernde Bälge in der Umgebung der Harnröhre und von Plazzoni, Spiegel und Rolfinck gelappte Drüsen in der Umgebung des Eingangs in die Mutterscheide, zumeist innerhalb der Schamlippen. Doch lässt sich mit Bestimmtheit ersehen, dass es sich nicht um die von Duverney entdeckte Drüse gehandelt hat. Nach Bartholinus wurde die Drüse beim menschlichen Weibe noch wiederholt beschrieben und abgebildet: so von Peier, Harder, Morgagni, Santorini, Winslow, Garcuglot, Tabarrani, Bianchi, Fabricius und Huber.

Englische Ärzte hielten sie für ein Analogon der von Cowper beschriebenen Drüse des Mannes und benannten sie daher, obgleich sie Cowper beim Weibe nicht gefunden, nach ihm.

Da sich die Anatomie des Mittelalters fast ausschliesslich auf den menschlichen Körper beschränkte, wurden die Verhältnisse bei Tieren kaum einer Untersuchung gewürdigt. Erwähnt wird die Drüse nur von Perrault, der sie bei der Tigerin und Löwin beschrieben und abgebildet hat und von Morgagni, der sie beim Schaf beobachtete. Als später Haller (1745) das Vorhandensein der Drüse leugnete, geriet sie auf Grund seiner Autorität in Vergessenheit. Erst im Jahre 1840 war es Fr. Tiedemann und U. F. Hausmann vorbehalten, sie gewissermassen aufs Neue

zu entdecken. Dem ersten verdanken wir eine genaue Beschreibung der Drüse des menschlichen Weibes über ihre Lage, Gestalt, Grösse, über ihr Vorkommen beim Embryo und über ihr Verhalten im hohen Alter, ferner über ihr Sekret und ihre physiologische Bedeutung; er hat das Vorhandensein der Drüsen bei der Katze gleichfalls festgestellt, ihre Gegenwart aber beim weiblichen Pferde bestritten; dem andern verdanken wir eine der besten Darstellungen dieser Organe bei unseren Haustieren. Hausmann hat die Verhältnisse, besonders beim Pferd, Schwein und Hund festgelegt. Kurz ist der Drüsen beim Rind und Schwein Erwähnung getan in der Anatomie von Fr. v. Leyh (1850) und von Gurlt (1860), ohne dass dadurch jedoch etwas Neues beigebracht wurde. Eingehender wurde sie durch Leydig 1857 abgehandelt, der ausser der männlichen und weiblichen Drüse des Menschen auch die der Haustiere näher untersuchte. Das gilt namentlich für die Gl. Bartholini der Katze. Eine umfassende Arbeit stammt aus dem Jahre 1863 von Henle über die menschliche Drüse, worin er in erster Linie der Frage über die Zugehörigkeit derselben zum Harn- oder Geschlechtsapparat näher tritt. Aus der frühzeitigen, schon beim neugeborenen Mädchen beobachteten Sekretion, ferner aus dem Umstande, dass die Mündung der Gebilde, zumal beim männlichen Individuum, so weit von den übrigen Geschlechtsdrüsen entfernt gelegen ist, glaubte er den Schluss ziehen zu dürfen, dass die Vorhofsdrüse dem Harnapparat angehöre. Auch in der von ihm zehn Jahre später herausgegebenen Eingeweidelehre des Menschen, in der er namentlich Gestalt und Lage des Organs und den Verlauf ihres Ausführungsganges schildert, macht er dieselbe Ansicht geltend. In den aus dem Jahre 1871 stammenden Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie von F. Müller, E. Klein und Chaveau-Arloing sind die Bartholinischen Drüsen kurz erwähnt worden, nur von den letzteren wurde eine etwas genauere Beschreibung der Drüsen des weiblichen Rindes geliefert. Leisering-Müller haben Gurlts Angaben über diesen Gegenstand fast wörtlich übernommen; Langerhans 1874 würdigt die Cowper'sche Drüse des Mannes einer histologischen Untersuchung; auch er will die Drüse dem Harnapparat zugerechnet wissen. Mit derselben Aufgabe beschäftigt sich De Sinéty beim menschlichen Weibe, bei dem er besonders auf die verschiedenen Abteilungen des Gang-

systems aufmerksam macht. 1881 versuchte Wassilieff die Anhangsdrüse der Geschlechtsorgane nach dem Verhalten des Ephitels zu gewissen Farben (Pikrokarmin) in zwei Gruppen zu teilen und zählt hiernach die Glandulae Cowperi und die Bartholinischen Drüsen zu den Schleimdrüsen. Im Gegensatz zu Henle und Langerhans kommt Schneidemühl im Jahre 1883 in seinen bei Solger gemachten Untersuchungen über den feineren Bau der Cowper'schen Drüse von Kastraten zu dem Schluss, dass sie zu dem Genitalapparat gehöre, da das Parenchym der Drüse von Kastraten mit dem ganz junger Tiere übereinstimme. Auch Stilling (1885) spricht das Organ nach dem Verhalten, welches es vor und nach der Kohabitation erkennen lässt, als zum Geschlechtsapparat gehörig, an.[1]) Entwicklungsgeschichtlich hat 1889 Fr. v. Ackern und nach ihm 1892 Vitalis Müller die menschliche Drüse bearbeitet. Nach beiden sind die ersten Anlagen des Organs auf das Ende des vierten Monats zurückzuführen. Letzterer hebt den vielfach bestrittenen tubulösen Bau derselben hervor. Mit der Untersuchung der Drüsenzellen und des von ihnen gebildeten Sekretes befasst sich Kuljabko. Er ermittelt eine auffallende Aehnlichkeit mit den typischen Schleimzellen der Speicheldrüsen. So hat er die Gegenwart von Gianuzzi'schen Halbmonden in der Drüse bei Ratten und Kühen erwähnt. In seiner Arbeit zur Kenntnis der Entzündung der Glandula vestibularis maior gibt sodann 1895 R. Bergh eine auf umfangreichste Erfahrung gestützte Abhandlung derselben. Ausser der makroskopisch wie mikroskopischen Beschreibung lässt er sich an der Hand statistischer Erhebungen über das Vorkommen der Drüsen an den beiden Seiten im Scheidenvorhof aus; besonders wird ferner Beschaffenheit, Menge und Nutzen des Sekretes gewürdigt. Im Jahre 1897 erschien das Werk von R. Disselhorst über die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Menschen. Ausser der Entwicklungsgeschichte, der anatomischen und histologischen Beschreibung, finde ich hier auch Angaben über die Physiologie der männlichen Cowper'schen Drüsen, die dann noch eingehender in seinem Werke über Asymmetrien und Gewichtsunterschiede der Geschlechtsorgane zur Darstellung gelangen. Den Fund von

[1]) Eine neuere Bestätigung finden diese Ergebnisse durch die Untersuchungen von Schaap am Kaninchen.

Scheidendrüsen beim weiblichen Hund konstatiert und bestätigt damit Hausmanns Ermittlungen in demselben Jahre Schmaltz. Ellenberger-Baum haben seine Feststellungen in ihrem neuesten Lehrbuch über die vergleichende Anatomie der Haustiere aufgenommen; im weiteren ist eine neuere Bearbeitung der Anatomie der Bartholinischen Drüse meines Wissens nicht erfolgt.

Die Glandula vestibularis maior (Bartholini) beim menschlichen Weibe.

Obgleich sich meine Untersuchungen nicht auf die Drüsen des menschlichen Weibes erstrecken, scheint es mir doch zweckmässig, in meinen Beobachtungen den Menschen voranzustellen, da seine Organe am eingehendsten beschrieben worden sind. Es wird alsdann nicht schwer fallen, die Verhältnisse bei den weiblichen Säugern vergleichend zu untersuchen.

Die Lage der Bartholinischen Drüsen ist durch die meisten Autoren hinreichend festgestellt worden. Nach Henle, der eine vorzügliche Beschreibung der Drüse gibt, findet sie sich beim Weibe wie beim Manne im hinteren Rande des Diaphragma urogenitale, doch drängt sie meistens ihres grösseren Volumens wegen die Aponeurose des M. transversus perinei prof. und die Fasern dieses Muskels auseinander und liegt alsdann frei hinter dem Corpus cavernosum urethrae; oder sie ragt mit der vorderen Spitze zwischen dem kolbigen Ende des Corpus cavernosum urethrae und der Wand des Vestibulum vor. Ihre Entfernung vom Beckenrande beträgt in transversaler Richtung 1—1½ cm, vom Rande der Labien in vertikaler Richtung 2—3 cm. Die Untersuchungen fanden durch Bergh eine umfangreiche Ergänzung; er fand die Drüse stets im hintersten Teil der Labia majora, oft ausserhalb und wenig unterhalb der Commissura vulvae posterior fühlbar, zuweilen durch einen kurzen Strang an den Ramus ascendens ischii geheftet. Der M. bulbo-cavernosus umfasst, wie Henle, Tiedemann, Klein und Bergh berichten, die Drüse so, dass er mit der Hauptmasse seiner Fasern ihre äussere Fläche bedeckt, mit einzelnen Bündeln aber an ihrer innern vorbeizieht. Nach Klein lässt der M. bulbo-cavernosus einige Muskelbündel zwischen die Läppchen hineindringen; Tiedemann erwähnt hiervon nichts und sagt nur, dass die Drüse von viel lockerem Zellgewebe umschlossen ist.

---

[1]) Nach Berghs Beobachtungen werden sie in einzelnen Fällen überhaupt nur auf einer Seite angelegt.

Die Glandulae vestibulares (Bartholini) beim Weibe sind von variabler Grösse, nach Tiedemann 14—27 mm, nach Henle 15—20 mm, nach Bergh 9—12,5 mm lang; auch ist die Form nicht konstant. In der Regel hat die Drüse eine in sagittaler Richtung gestreckte, in transversaler abgeplattete, bohnen- oder mandelförmige Gestalt; doch kommen auch kleinere, kugelförmige und unregelmässig gelappte Drüsen vor, deren zerstreute Läppchen in der die Drüse umgebenden Muskelsubstanz versteckt sind. Letzteres Verhalten hebt besonders De Sinéty hervor, wenn er sagt, dass die Drüse, anstatt ein begrenztes, von einer fibrösen Scheide umgebenes Organ zu bilden, aus einer grossen Anzahl einzelner, isolierter Drüsenkörnchen zusammengesetzt ist, die ohne regelmässige Ordnung zerstreut, und oft voneinander durch Bindegewebe und quergestreifte Muskelbündel getrennt sind. Vielleicht lässt sich daraus erklären, dass sie in einigen Fällen, weil sie nicht durchzufühlen waren, überhaupt, oder doch auf einer Seite vermisst wurden.[1]) So finde ich bei Tiedemann, dass er die Drüse bei einer 50jährigen Frau auf einer Seite nicht feststellen konnte, während sie bei zwei andern alten Frauen überhaupt gefehlt hätten. Huschke und Morgagni beobachteten ein Gleiches bei der Glandula Cowperi des Mannes. Tiedemann hält allerdings seinen Befund für eine Alterserscheinung; es scheint, so meint er, dass im hohen Alter die Drüsen kleiner werden und vielleicht ganz verschwinden. Da der senile Schwund besonders an den Generationsorganen früher in die Erscheinung tritt, als an andern, so hat diese Annahme viel Wahrscheinlichkeit für sich. Bei seinen vergleichend anatomischen Studien der äusseren Geschlechts- und Begattungsorgane des Menschen und der Affen konnte Bischoff das Vorhandensein der Scheidendrüse beim Chimpansen wie beim Orang-Utan nicht feststellen, doch glaubt er, dass zahlreich vorgefundene Sinus mucosi einen Ersatz für jene ausmachen könnten.

Verschiedenheiten in der Grösse der Drüsen an beiden Körperseiten sind indessen auch bei jüngeren Individuen festgestellt (Henle). Dieses Verhalten erwähnt van Ackern schon beim sechs Monate alten Embryo, bei dem die Drüsenanlage links weniger als rechts entwickelt war. (Siehe Embryologisches.)

[1] Nach Berghs Beobachtungen werden sie in einzelnen Fällen überhaupt nur auf einer Seite angelegt.

Entgegen verschiedenen Angaben, nach denen die Drüsen an der linken Seite regelmässig grösser seien, findet Bergh an 503 Untersuchungsobjekten bei 238 derselben sie an der rechten, und nur bei 10 an der linken Seite stärker ausgebildet.

Beim Weibe ist die Drüse im normalen Zustande von rötlich-weisser Farbe; ihre Konsistenz fest, etwas elastisch, nicht unähnlich der der Speicheldrüsen, die Oberfläche nach Bergh etwas uneben, schwach knotig; Frey, Leydig und Guérin bezeichnen sie als traubig oder traubenförmig, während De Sinéty, wie ich schon bemerkte, sagt, dass die Vulvovaginale Drüse sich „diffus" abgrenze und aus einem Haufen getrennter Drüschen zusammensetze, die an gewissen Punkten eine grössere Stärke erreichen. Gegen das untere Ende der Innenseite oder dem innern Rande mehr genähert, tritt nach Bergh und Rüdinger der Ausführungsgang hervor, welcher in der Tiefe der Drüse aus mehreren, meistens drei Stammästen entsteht. Nach der Beschreibung von Tiedemann nehmen die kleinen Äste des Ausführungsganges in abgerundeten und blind sich endigenden Bläschen in den Läppchen der Drüse ihren Ursprung, die den Wurzeln der Ausführungsgänge der Speicheldrüsen gleichen. Der Gang ist, wie Frey gefunden hat, ziemlich lang; seine Länge beträgt nach der Darstellung von Henle und Bergh 15—20 mm. Er verläuft schräg, mitunter ein wenig geschlängelt, nach innen und etwas aufwärts, selten mehr horizontal, gegen die Wand des Vestibulum, wo er ausserhalb des mittleren oder unteren Teils der lateralen Karunkel einmündet. Zuweilen öffnet er sich, wie Henle und später Brösicke und Vitalis Müller wahrgenommen haben, in eine der Lakunen, die sich vereinzelt oder gruppiert, mehr oder minder tief, entweder in der vorderen Medianfurche vor der Urethra in einfacher oder doppelter Reihe vorfinden, oder unregelmässig zerstreut, im Umkreise des Orificium urethrae und zwischen den Läppchen desselben, oder auch an den Seiten des Vestibulum dicht unter dem Hymen ihre Lage haben. Diese Lakunen sind schon 1745 von Haller beschrieben worden. Er erwähnt 7—8 grössere, in der Umgebung der äusseren Öffnung der Harnröhre zwischen ihr und der Klitoris befindliche runde oder halbmondförmige Mündungen, die zu kleinen, blind sich endigenden Schläuchen führten.[1])

[1]) Es sind dieselben, welche Max Schüller später aufs neue beschrieben hat.

Einer bis drei Bälge münden in die Harnröhre selbst und liefern während des Beischlafes viel Schleim. Ausserdem fand er in der Urethra zwischen den Längsfalten der Schleimhaut viele kleine Höhlen, oft mehr als dreissig.

Die Mündung des Drüsenganges zeigt sich jedoch häufiger in Form einer einfachen, punktförmigen Öffnung an der Seitenwand des Vestibulum vaginae, unterhalb des Hymen und etwa in der Mitte zwischen dem Orificium urethrae und der hinteren Medianfurche des Scheidenvorhofes. Sie ist zuweilen schwer aufzufinden, was schon Bartholinus hervorhebt, welcher den Ausführungsgang oft nur für eine Schweinsborste zugänglich fand; Bergh gibt für die Weite des Ganges 1—2 (3) mm an; Vitalis Müller beobachtete, dass das Lumen, je näher dem Drüsenkörper, um so weiter wird, und zwar soll sich das Weitenverhältnis auf seiner Länge wie 0,5:2,0 mm verhalten. Nach dieser ampullenartigen Erweiterung, die übrigens auch Henle, Rüdinger, Huguier und Bergh beschreiben, und die sich an der Cowperschen Drüse fast sämtlicher männlicher Wirbeltiere wiederfindet, beginnt der Gang sich zu verzweigen. Auch die Äste desselben sind nach der Darstellung von Huguier häufig an den Teilungstellen ampullenartig ausgedehnt.

Doppelte Ausführungsgänge haben Heiberg, Martin-Leger, Lang, Trost und Bergh gesehen, doppelte Mündungen Bartholinus und Sänger. Die stets enge Mündung findet sich oft an der einen Seite in anderer Höhe als an der andern. Zuweilen ist die Weite der Öffnung kaum grösser, oft sogar kleiner als die der oben erwähnten Lakunen; mitunter ist sie von einer Schleimhautfalte gleichsam verdeckt.

Die Wand des Ausführungsganges wird aus elastischem Bindegewebe mit einem Überzug von Zylinderephitelium gebildet (Henle), das übereinstimmend nach Klein, Guérin, Berhg, De Sinéty, Vitalis Müller, Stöhr und Böhm-Davidoff aus mehreren (2—3) Lagen kubischer Zellen besteht, die in der Nähe seiner Mündung in ein mehrschichtiges, dem Vaginalephitel ähnliches Pflasterephitel übergehen. Ein Vorhandensein von glatter Muskulatur in der Wand hebt Leydig hervor. Nach den Feststellungen von Vitalis Müller und De Sinéty lassen sich kleine Schleimdrüsen in Form von einfachen Schläuchen und und Gangsystemen wahrnehmen.

Bezüglich ihres Baues ist die Cowper'sche Drüse beim Manne wie die Vorhofsdrüse beim Weibe von den meisten Autoren als eine acinöse angesprochen worden; als verzweigt alveolär bezeichnen sie Böhm und Davidoff, während sie durch Flemming, Stöhr und V. Müller als verzweigt tubulös charakterisiert wurde. Nach der Beschreibung von Disselhorst wird die männliche Drüse durch zwischengelagertes Bindegewebe und Bündel quergestreifter Muskeln in mehrere Abschnitte zerlegt; das Stroma ist reich an glatten Muskelfasern, Gefässen und Nerven. Ein gleiches kann man den Beobachtungen von V. Müller, Kuljabko und De Sinéty für die weibliche entnehmen. Letzterer sah die Drüsenhaufen von zahlreichen Blutgefässen und Nerven umgeben, wobei die stärksten Arterien im oberen Teil der Drüse gelegen waren. Das an glatten Fasern reiche Bindegewebe enthält auch quergestreifte Muskeln, welche die Organe kapselartig umhüllen, und in sie eindringend, durch eine Anzahl von Bündeln die Acini von einander trennen. Einen ähnlichen Befund hat Kuljabko über die Bartholinische Drüse geliefert. Er findet die Läppchen in einer verhältnismässig grossen Menge Bindegewebe zerstreut. Da die Alveolen zu 5—7 in den Läppchen gruppiert sind, erscheinen letztere körnig. Die Alveolen, welche birnförmig und manchmal leicht zweilappig sind, treten in den Läppchen in fächerförmiger Anordnung in die Erscheinung. Nach Henle enthalten die Drüsenbläschen, und das ist auch die Ansicht der meisten Bearbeiter, auf einer dünnen, strukturlosen Basalmembran ein einschichtiges Zylinderephitel; nur Schilling beschreibt eine Zweischichtung desselben. Vitalis Müller macht darauf aufmerksam, dass das einschichtige, zylindrische Ephitel in den Endkammern zum Teil höhere Zellen aufweist, die einen wandständigen Kern besitzen und ungefärbt bleiben, während das Protoplasma anderer Zellen sich in toto färbt. Er glaubt, dass es sich im ersteren Falle um Schleimzellen handelt. Diese Schleimproduktion, die er schon bei weiblichen Embryonen von 16 cm Steissbeinscheitellänge feststellte, bleibt von da an eine konstante; es finden sich daher auch in den Drüsenendschläuchen der Erwachsenen beider Geschlechter becherförmige Zellen. Die gleichen Angaben machen Guérin und De Sinéty. Kuljabko spricht von geschwänzten Ephitelzellen, deren Schwänze der Alveolenperipherie zugewendet und unter den Zellenleib umge-

bogen sind; er zweifelt indes, ob diese Gebilde Becherzellen genannt werden können, obwohl auch er der Meinung ist, dass sie vollständig den typischen Schleimzellen der Speicheldrüse gleichen. Ähnliche Gebilde, nämlich Zellen mit Fortsätzen, die stark glänzen und durch Karmin nicht gefärbt werden, erwähnt Langerhans bei der Cowper'schen Drüse des Mannes. Schneidemühl, der unter Solger diese Angaben nachgeprüft hat, konnte dieselbe allerdings nicht bestätigen. Das Vorhandensein von Gianuzzischen Halbmonden erwähnen Böhm und Davidoff. Disselhorst untersuchte die Cowper'schen Drüsen auf die Gegenwart von Mucin, doch konnte er durch Thionin fast ausnahmslos eine ausgesprochene Schleimreaktion nicht erzielen. Dieses Ergebnis deckt sich mit den Ansichten von Henle, Stilling. Krause hält die Reaktion durch Thionin auf Mucin nicht für spezifisch, was durch P. Meyer inzwischen endgiltig erwiesen wurde.

Die die Drüse versorgenden Nerven stammen von den Nn. labiales posteriores und werden an der Aussenseite derselben abgegeben. Die Lymphgefässe sollen, wie Bergh schreibt, nach Hugier, Martin und Leger nicht in die Leistendrüsen, sondern in die um den Hals der Gebärmutter liegenden Drüsen einmünden.

Das Sekret der Bartholinischen Drüse hat vielfache Untersuchungen erfahren; es war schon lange, bevor man Kenntnis von der Drüse selbst hatte, bekannt. Wie ich der Arbeit von Tiedemann entnehme, ist dasselbe zunächst für den weiblichen Samen gehalten worden. Als solcher wird es von Pythagoras, Demokrit, Anaxagoras, Alkmaion, Hippokrates und Galen erwähnt. Du Loreus, Diemerbroeck und Wharton glaubten die Quellen desselben in den Eierstöcken entdeckt zu haben. Harvey, De Graaf und Ortlob traten dieser Auffassung entgegen und hielten den vermeintlichen Samen für blossen Schleim, herstammend aus der weiblichen Prostata, welche die Harnröhre umgeben sollte; oder für ein Produkt aus den Schleimbälgen am Eingange der Mutterscheide. Erst Bartholinus führte den Schleim als ein Sekret der von ihm entdeckten Drüse auf, die er allerdings als identisch mit der Prostata des Mannes ansprach. In bezug auf die konsistente, weissliche Flüssigkeit, welche das eigentliche Drüsenparenchym

sezerniert, stimmt Tiedemann dem Bartholinus bei; der dünne, durchsichtige, glashelle und spärlich vorhandene Schleim ist nach ihm ein Ergebnis der kleinen Schleimbälge in der Umgebung der Harnröhrenmündung und des Einganges der Scheide. Die Sekretion ist nicht kontinuierlich; eine reichliche Absonderung des Sekretes scheint erst während des Begattungsaktes infolge von Nervenreizung einzutreten. Vielleicht werden die Drüsen und ihre Ausführungsgänge auch durch eine eintretende Zusammenziehung des sie bedeckenden Schliessmuskels der Vagina gepresst, so dass die Flüssigkeit ausgetrieben wird; Bartholinus schreibt die Absonderung des Sekretes der Einwirkung der die Drüse umgebenden Muskulatur einzig und allein zu. Dasselbe ist nach Bergh eiweissähnlich, oder gummiartig-klebrig: dem klaren Sekrete des Cervikalkanals nicht unähnlich, farblos, hyalin, alkalisch oder neutral. Es enthält nur geringe Mengen von Ephitelzellen. Die Ausgiebigkeit scheint bei den einzelnen Individuen verschieden und wechselnd zu sein, vielleicht ist sie grösser bei der Menstruation. Tourneux erwähnt eine schon embryonale Drüsensekretion, Henle hebt dieselbe beim neugeborenen Kinde hervor; sie befinden sich damit in Übereinstimmung mit Vitalis Müller.

Die Glandula vestibularis maior des Rindes.

Über die Lage der Bartholinischen Drüse bei der Kuh sind die Befunde aller Untersucher übereinstimmend, von Hausmann abgesehen, der in seiner preisgekrönten Schrift über Zeugung und Entstehung des wahren weiblichen Eies wunderbarer Weise die Drüse nicht erwähnt und Leydig, der dieselbe überhaupt nicht gefunden hat. Der letztere sagt hierüber: „Manche Autoren nennen die Scheide der Wiederkäuer drüsenreich; ich mache im Gegenteil die Beobachtung, dass die Mucosa vaginae der Kuh ohne alle Drüsen ist.“ Nach Chauveau und Arloing liegen sie zwei bis drei Centimeter hinter dem Scheideneingang, nach Gurlt etwa zwei Zoll vom Rande der Schamlippen entfernt, eingeschlossen in ihre Wand. Bartholinus, der sie auf Anregung Duverneys, des Entdeckers der Drüse beim Rinde untersuchte, stellte sie dort ebenfalls fest und beschreibt sie als eine beträchtlich grosse Drüse, die an beiden Seiten der Vagina gelegen ist und nicht unfern von der Urethra ihren Ausführungskanal münden

lässt. Die Angaben von Leyh (1850) sind nicht viel genauer; nach ihm hat die Drüse am hinteren Ende der Scheide nach aussen auf jeder Seite ihre Lage. Die Bartholinische Drüse der Kuh konnte ich regelmässig, ebenso wie Ellenberger-Baum, welche dieselbe durch eine anschauliche Abbildung zur Darstellung bringen, als eine Ausstülpung des dorsalen Teiles der Seitenwände des Vestibulum nachweisen, die in Walnussgrösse in den Raum zwischen ihm und der Beckenwand hineinragt. Sie ist beim lebenden Individuum oft fühlbar, und findet sich vom Rande der Schamlippen 3—4 cm entfernt, in nächster Nähe des Beckenbodens. Von der Vestibularschleimheit wird sie unmittelbar bedeckt und nur durch die starke fibröse Schicht der letzteren von ihr getrennt. Kaudalwärts und zum Teil auch an der lateralen Seite wird die Drüse, wie die des menschlichen Weibes, begrenzt durch den M. constrictor cunni, einem Teil des M. bulbocavernosus. Das war schon Bartholinus bekannt und wurde von Leyh wie von Franz Müller später bestätigt. Lateral wird sie umgeben und überzogen von einer dünnen fibrösen Platte, welche den Vorhofsteil des M. urethralis bildet; es ist dies eine Andeutung von Muskeln, denen beim männlichen Tiere die Mm. ischioglandulares entsprechen. Die Drüse wölbt sich förmlich zwischen Schleimheit und M. constrictor cunni lateralwärts halbkugelförmig vor, und ist hier nur von der erwähnten fibrösen Platte bekleidet, die wie die Tunica fibrosa vestibuli starke Faserzüge in das Drüseninnere schickt. Oro-ventral von ihr treten die Corpora cavernosa clitoridis in die Erscheinung.

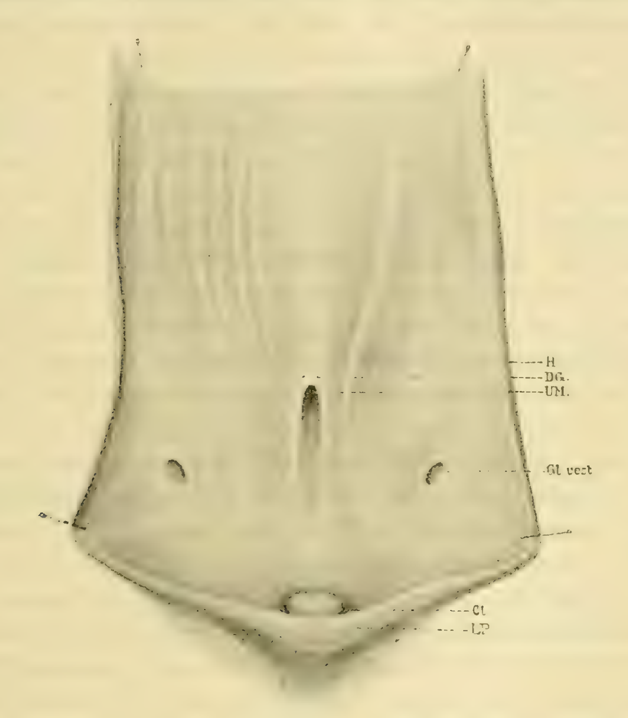
Die ersten Angaben über Grösse und Form machte Franz Müller; es handelt sich, wie er sagt, um eine kastaniengrosse, rundliche Drüse. Eine genauere Beschreibung geben Chauveau und Arloing; nach ihnen hat sie die Gestalt einer dicken Mandel, deren eines äusserstes Ende verdickt und nach oben gerichtet ist, deren anderes schmal, dem M. ischio-clitoris benachbart, die Sekretkanälchen entspringen lässt. Als durchschnittliche Grösse gibt Leisering und C. Müller, ferner Ellenberger-Baum die Länge von 3 cm und die Breite von 1,5 cm an; die Form nennen sie eine länglich-ovale. Meine Untersuchungsergebnisse stimmen hiermit im Grossen und Ganzen überein. Die Drüse weist im Durchschnitt eine grösste Länge von 4—5 cm, eine Dicke von 1 cm und eine Breite von 3 cm

auf. Im übrigen richtet sich die recht variable Grösse nach Entwicklung und Alter des Individuums. Beim Kalbe ist sie bohnen- bis kirschgross, bei kleinen ausgewachsenen Tieren verhältnismässig von geringerem Umfang. Bei Tieren von hohem Alter habe ich niemals völligen Schwund der Drüse gesehen, sie scheint nur wenig kleiner zu werden. Ein sorgsam herauspräpariertes, von allen Teilen des umgebenden Gewebes befreites Organ wiegt 6—10 Gramm. Die Gestalt ist nieren- oder bohnenförmig, in transversaler Richtung abgeplattet An der Drüse lassen sich zwei Seiten, zwei Ränder und zwei Endpole unterscheiden. Der kaudal gerichtete konvexe Rand ist ca. 1 cm, der ovale, konkave ebenso lang. Der Längendurchmesser, der von hinten und oben nach vorn und unten gerichtet ist, beträgt im Mittel 4—5 cm, die Länge von einem bis zum andern Rand etwa 2 cm. Das Organ ist von gelblich weisser Farbe mit rötlichem Schimmer, und besitzt, makroskopisch betrachtet, ein traubiges Aussehen. Dieses wird dadurch bedingt, dass beim Herauspräparieren die elastischen Fasern des interstitiellen Bindegewebes sich zurückziehen und so das Parenchym gleich feinsten Körnchen hervorquellen lassen. Ein ähnliches Bild, wenn auch weniger prägnant, bietet ein Querschnitt. Auch hier kann man die gelbliche Körnung des Parenchyms dem mehr weisslich gefärbten Interstitialgerüst gegenüberstellen. Dieses dringt von dem umgebenden fibrösen Überzug in das Innere und bildet die Primärläppchen; besonders deutlich fällt das an der Eintrittsstelle des Ausführungsganges auf. Die bedeutende Weite des letzteren ist schon Bartholinus aufgefallen, der ferner noch besonders darauf aufmerksam macht, dass die sich abzweigenden Äste im Gegensatz zu andern Drüsen bis zu ihren Enden die gleiche Weite behalten. Weit aber kurz ist der Gang nach der Beobachtung von Leyh, Leisering-Müller und Ellenberger-Baum. Franz Müller bemerkt, dass er in der Mitte der Drüse sich ausweite und mit einer fast linsengrossen Öffnung im Vestibulum mündet. Die Mündung vermag Bartholinus nur dann zu finden, wenn die Papille, in der sich der Kanal öffnen soll, hervorragt, was wiederum nach seiner Ansicht nur zur Zeit der Kohabitation oder auf andere Reizung hin geschieht. Nach meinen Ermittelungen tritt der Hauptdrüsengang in der Mitte des konkaven Randes aus der Drüse hervor und läuft schräg zwischen dem ventral gerichteten Teil

derselben und der Tunica fibrosa Vestibuli nach vorn, median und etwas abwärts gerichtet. Seine Länge beträgt $1^1/_2$—2 cm; die Weite ist beträchtlich und zwar ist sie an der Eintrittsstelle in die Drüse am bedeutendsten, wo sie über 1 cm misst. Der Gang besitzt daher Ampullenform. Eine derartige Erweiterung desselben scheinen auch Chauveau-Arloing beobachtet zu haben, wenn sie sagen, dass sich die Sekretkanäle vereinigen, um eine Art Sinus zu bilden, der sich schliesslich in den Hohlraum der Geschlechtsorgane öffnet. Zumeist wird der Hauptkanal zusammengesetzt aus zwei wenig kleineren Hauptgängen, die ein jeder für eine Hälfte der Drüse besimmt sind; sehr oft zweigt sich kurz nach diesen ein dritter ab, der nach dem konvexen Drüsenrande läuft; letzterer ist kürzer aber weiter. Diese Gänge behalten, wie ich übeinstimmend mit Bartholinus gefunden habe, fast gleiche Weite bis zur Peripherie des Organs und scheinen die Rolle von Sekretbehältern übernommen zu haben. Doppelte Ausführungsgänge, wie sie Heiberg, Martin und Leger, Lang, Trost und Bergh bei der Frau gesehen haben, konnte ich bei sämtlichen untersuchten Objekten am Rinde nur einmal wahrnehmen. Bei diesem Individuum waren dieselben an beiden Seiten doppelt entwickelt.

Die Mündung des Drüsenkanals fand ich in Übereinstimmung mit Ellenberger-Baum beiderseits an dem dorsalen Teil der Seitenwände des Vestibulum und zwar etwa 4 cm kaudolateral von der Öffnung der Urethra, oder 8—10 cm von den Schamlippen entfernt. Die Mündung ist stets leicht aufzufinden, da ihr Lumen eine beträchtliche Weite zeigt und eine Sonde von Bleistiftstärke aufzunehmen vermag. Sie öffnet sich rechts und links symmetrisch gelegen, in gleicher Höhe. Eine Papille, wie sie Bartholinus erwähnt, habe ich niemals feststellen können, doch ziehen regelmässig, wie aus der Figur ersichtlich, Muskelfasern der Schleimhaut vor der Mündung vorüber (Textfigur 1). Lakunen, in die sich der Kanal ergiessen könnte, wie sie Haller, Henle, Broesicke und Vitalis Müller in der Umgebung der Urethra beim menschlichen Weibe aufgefallen sind, kommen beim Rinde nicht vor. Dagegen finden sich die Ausmündungen der Gartner'schen Gänge ca. 1 cm oral von der Harnröhrenöffnung an meist deutlich ausgeprägten Papillen des Hymen (Textfigur 1). Wunderbarerweise treten bei der Kuh doppelte

Mündungen des Ganges, die Bartholinus und Sänger auch für den Menschen beschreiben, nicht so selten in die Erscheinung. Ich halte es vorkommendenfalls für eine pathologische Bildung, entstanden im Anschluss an sich in der Drüse ausbildenden



Figur 1: Vestibulum vaginae des Rindes.

Gl. vest. = Mündung der Glandula vestibularis Bartholini.
UM. = Harnröhrenmündung.
H = Andeutung des Hymen.
Cl = Clitoris.
DG = Gartnersche Gänge.
LP = Labia pudendi.

Retentionscysten. Diese entstehen, wie auch Röder weiss, bei dem weiblichen Rinde häufiger. Bei mechanischen Einflüssen perforieren die meist nur dünnen Wandungen der Cysten, ihr Inhalt entleert sich in die Scheide, und die künstlichen Öffnungen vermögen sich wegen des ständig nachfliessenden Sekretes nicht zu schliessen. Sie stellen also gewissermassen Fisteln vor. Bei einem Objekt liessen sich rechts drei, an der linken Seite zwei

Öffnungen verzeichnen. Sekret findet sich in den geräumigen Drüsengängen, die wegen ihrer Weite zu Sammelräumen und Behältern für dasselbe geworden sind, in grossen Mengen angehäuft. Aus diesen lässt es sich in Mengen von mehreren Kubikzentimetern gewinnen Makroskopisch betrachtet ist es durchsichtig, hell, von leicht fadenziehender Beschaffenheit, oft leicht gekörnt. Beim Stehen an der Luft wird es konsistenter, später sogar hart und sieht dann dem Bienenhonig nicht unähnlich.

Um die vielfach umstrittene Frage, ob die Bartholinische Drüse Mucin bildet, wie es Vitalis Müller, Kuljabko behaupten, zu entscheiden, wurde das gewonnene Sekret einer chemischen Untersuchung unterzogen. Dasselbe weisst von echtem Mucin nur ganz minimale Spuren auf. Der grösste Teil der organischen Substanz besteht aus einem mucinähnlichen Stoff, der entweder mit dem Pseudomucin der Ovarialkystome oder irgend einem der unter der Bezeichnung Mucoide vereinigten Körper verwandt resp. identisch ist.[1])

Eine eingehende Untersuchung des feineren Baues habe ich über das Organ in der Literatur nicht angetroffen. Im Gegensatz zu den Anschauungen von Ellenberger-Günther, die Drüse zu den zusammengesetzt alveolären zu rechnen, oder von Schneidemühl, der die Cowper'sche Drüse männlicher Tiere zu den acinösen zählt, halte ich die des weiblichen Rindes von zusammengesetzt tubulösem Bau. Unter zusammengesetzt tubulösen Drüsen verstehe ich nach Flemming Gruppierungen von schlauchartigen Gangsystemen: solche bestehen aus Verästelungen von zylindrischen Epithelgängen oder Tubuli, mit welchen ein Ausführungsgang endigt. Mehrere solche Systeme sind in einem Läppchen letzter Ordnung enthalten und darin so dicht zusammengelagert und teilweise ineinander geschoben, dass sie gegenseitig kaum eine Abgrenzung erkennen lassen. Die Ausführungsgänge haben in solchen zusammengesetzten Drüsen stets ein besonderes Epithel, in einigen nur streckenweise von verschiedener Beschaffenheit (Speichelröhren, Schaltstücke). Die Läppchen letzter Ordnung sind durch grössere Septen von lockerem Bindegewebe getrennt und gruppenweise wieder zu Lappen höherer Ordnung vereint.

---

[1]) Herrn Professor Dr. Vahlen, welcher die Güte hatte, die chemische Untersuchung auszuführen, an dieser Stelle nochmals meinen Dank.

Die Bartholinische Drüse des Rindes hat eine lobuläre Zusammensetzung, da ihre Lobi, Lappen höherer Ordung, je mehrere Lobuli enthalten, die durch Bindegewebssepta von einander geschieden sind. Zu dieser Anschauung bin ich auf Grund zahlreicher Untersuchungen und Vergleichung embryonaler Drüsen mit denen von jungen Kälbern und ausgewachsenen Tieren gekommen Bei Embryonen und neugeborenen Kälbern findet man auf Längsschnitten oft diese Form fast wie ein Schema gegeben. (Vergleiche Embryologisches, auch Tafel XX, Figur 2). Der Ausführungsgang zeigt in der Nähe seiner Mündung ein kreisförmiges Lumen, nach der Drüse zu wird er aber bedeutend weiter, im mikroskopischen Bilde erscheint er stark gefältelt. Seine Wand besteht aus Bindegewebe, dem viele elastische Fasern beigemengt sind. In diesem Bindegewebe verlaufen die die Drüse versorgenden Arterien und Venen; die ersteren in geringerer Anzahl als die letzteren: vereinzelt fallen auch marklose Nervenfasern in die Augen. Der Drüsengang ist versehen mit dem mehrschichtigen Plattenepithel des Scheidenvorhofs. Das Vestibularepithel stülpt sich in den Gang ein und kleidet ihn bis in eine gewisse Tiefe allein aus. Die nach V. Müller und De Sinéty beim menschlichen Weibe in der ganzen Länge des Hauptkanals beobachteten kleinen Schleimdrüsen fehlen dem weiblichen Rinde. Dasselbe Epithel lassen auch die ihn zusammensetzenden Hauptgänge erkennen, nur dass es vielleicht nicht in so hoher Schicht angeordnet ist. Von ihnen zweigen Gangsysteme ab mit einem einschichtigen niederen Epithel von kubischer Form, das sich unvermittelt von dem mehrgeschichteten absetzt. Der grosse ovale Kern desselben füllt fast den ganzen Zelleib aus. Diese ziemlich weiten Gangsysteme enthalten vielfach ein durch die Kontrastfarbe (Eosin) homogen, schwach rot gefärbtes Sekret, dem keine zelligen Bestandteile beigemischt sind. Im Sinne Flemmings lässt sich dieser Gangabschnitt als Sekretröhre bezeichnen; ihr sitzen die Drüsenendschläuche, Tubuli, auf, und bilden in ihrer Gesamtheit ein Primärläppchen. Das einschichtige Epithel der Endtubuli ist ein hohes Zylinderepithel, die Zellen haben prismatische Form (Taf. XX, Fig. 1). Eine Mehrschichtung habe ich gegenüber Fürstenberg niemals feststellen können. In Bau und Form erinnert das Epithel der Drüsenendschläuche an das der Speichelröhren, es handelt sich um zylindrische Zellen,

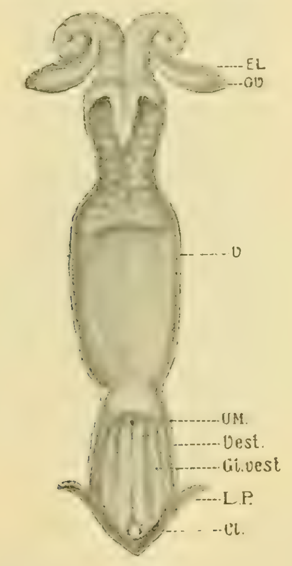
deren kleiner, unregelmässig gestalteter Kern mit der platten Seite im Fuss der Zelle liegt. Diese Zellkerne sind von mehr länglicher Form und zeigen sich oft halbmondförmig ausgeschnitten, ihre Grösse entspricht kaum der halben der im oben beschriebenen kubischen Epithel vorhandenen. Eine Membrana propria habe ich nie beobachtet, während sie Disselhorst beim männlichen Tiere als wohl charakterisiertes Gebilde sich von der Nachbarschaft abheben sah; ebensowenig Gianuzzische Halbmonde. Ferner sind mir die von Vitalis Müller beim menschlichen Weibe als Schleimzellen angesprochenen Gebilde, die in den Endtubuli über die anderen Zellen hervorragten und gegenüber diesen, die sich ganz färbten, ungefärbt blieben, niemals zur Beobachtung gekommen. Das Protoplasma scheint in der Nähe der wandständigen Kerne stärker gekörnt zu sein als in dem nach dem Lumen gerichteten Ende. Zehn bis fünfzehn Zellen treten auf einem Querschnitt durch einen Tubulus in die Erscheinung; in ihnen lässt sich Sekret nicht nachweisen. Sekretgänge sind weder inter- noch intracellulär festzustellen. Die ein Primärläppchen zusammensetzenden Epithelgänge liegen, wie auch Ellenberger-Günther bemerkt, fast direkt aneinander, sie werden nur durch ein feinstes, bindegewebiges Stützgerüst von einander getrennt. In grösserer Menge findet sich dasselbe um die Primärläppchen gruppiert; es enthält reichlich elastische Elemente, die als helle, stark gewellte Züge in die Augen fallen, und vereinzelt glatte Muskelfasern. Ellenberger-Günther wollen auch quergestreifte Muskulatur gesehen haben, deren Vorhandensein ich bestreiten muss. Mehrere, meist fünf bis zehn dieser Läppchen letzter Ordnung sieht man zu sekundären vereinigt. Das interstitielle Bindegewebe tritt überall von der Peripherie der Drüse aus in dieselbe hinein, am auffallendsten längs des Ausführungsganges. Am Rande des Organs bemerkt man vereinzelt auch Bündel quergestreifter Muskulatur, während sie, wie schon hervorgehoben, im Drüseninnern völlig fehlen. Schneidemühl konnte bei der männlichen Drüse des Rindes zwei Abteilungen in der Anordnung des Parenchym zum Stützgerüst feststellen.

1) Grössere Gänge nebst Drüsenbläschen. Hier ist das Bindegewebe baumartig stark entwickelt.

2) Grosse Drüsenbläschen, nur selten unterbrochen durch quergetroffene Gänge. Die Abteilung ist mehr nach der Peripherie gelegen. Bindegewebe ist kaum noch vorhanden.

Dieser Befund ist leicht verständlich, wenn man bedenkt, dass sich der Hauptausführungsgang, der wie beschrieben in der Mitte der Drüse eintritt, allmählich verzweigt. In der Nähe des Ganges, also zentral, wird man grössere Gänge, und da am Hauptkanal entlang vor allem Bindegewebsfasern als Stützgerüst in die Drüse hineindringen, auch starkentwickeltes Bindegewebe vorfinden. Bei jedem die Peripherie der Drüse treffenden Schnitt kommt man demgemäss nur selten auf den Hauptgang, dagegen wird man oft die Sekretröhren und die ihnen aufsitzenden Endschläuche, also die Primärläppchen treffen. Das Bindegewebe in diesen ist, wie erwähnt, nur in geringsten Mengen vorhanden.

Beim Kalbe ist die Bartholinische Drüse regelmässig zu finden und entwickelt sich hier schon bis zur Grösse einer Kirsche. Die definitive Nierenform ist noch nicht ausgebildet, ebenso fällt noch nicht die Körnung der Oberfläche auf, da das Drüsen-



Figur 2: Genitalapparat eines weiblichen Kalbsembryo.
OV = Ovarium.
EL = Eileiter.
V = Vagina.
Vest = Vestibulum.
UM = Harnröhrenmündung.
Gl. vest. = Mündung der Glandula vestibularis Bartholini.
Cl = Clitoris.
LP = Labia pudendi.

parenchym dem bindegewebigen Stützgerüst an Masse weit nachsteht. Dieses ist deutlich auch auf dem Querschnitte zu konstatieren: daher ist die Drüse von mehr weisslicher Farbe. Die Ampullenform des Ausführungsganges lässt sich schon deutlich erkennen; die Mündung des letzteren liegt beiderseits an der lateralen Vestibularwand und zwar gleichweit vom Hymen und den Schamlippen entfernt, oft versteckt in der stark gefalteten Schleimhaut (Textfig. 2). Erklären kann man die von erwachsenen Tieren abweichende Lage der Mündungsstelle beim Kalbe aus der Verschiebung, die aus der verschiedenen Entwicklung der Geschlechtsorgane resultiert; die Begattungsorgane gehen in ihrer Ausbildung den Zeugungsorganen voran.

Die Weite der Mündung des Ganges beträgt zwei bis drei Millimeter.

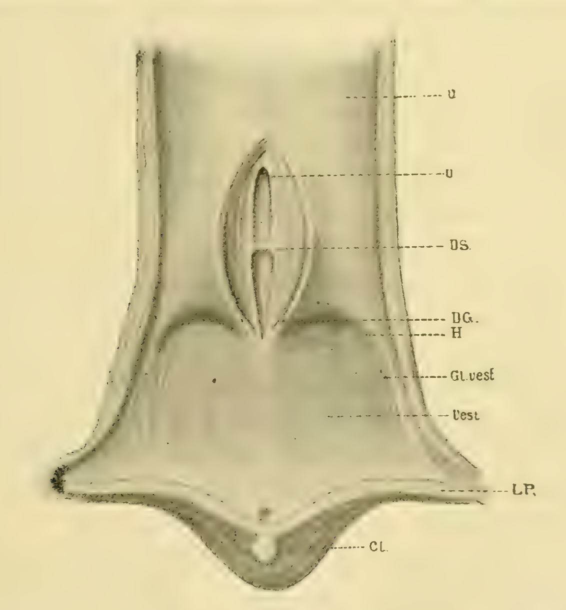
Die Glandula Bartholini des Kalbes lässt noch deutlicher als beim erwachsenen Individuum den zusammengesetzt tubulösen Bau erkennen. Eine Differenzierung in die verschiedenen Gangsysteme ist unverkennbar ausgesprochen. Sekretion wurde ausnahmslos beobachtet, obwohl das Drüsenparenchym an Masse relativ geringer ist, als bei der Drüse des erwachsenen Tieres. Dementsprechend überwiegt das interstitielle Stützgerüst stark: selbst in der Peripherie sind die Endschläuche durch ein breites Bindegewebe getrennt. An der Eintrittsstelle des Ausführungsganges treten die starken Stützgerüstmassen besonders in die Erscheinung.

Die Glandula vestibularis maior (Bartholini) beim Schaf.

Am dürftigsten sind die Literaturangaben über die Scheidendrüsen des Schafes. Morgagni stellt ihr Vorhandensein fest schon im Jahre 1706; Hausmann beschreibt, an jeder Seite der Harnröhrenmündung gelegen, zwei Grübchen, die er als die Rudimente der Samenbläschen und der Bartholini'schen Drüsen anspricht. Nach meiner Überzeugung hat er die letzteren, welche die gleiche Lage wie beim Rind haben, garnicht gekannt, da sie viel weiter von der Urethramündung zu suchen sind. Hausmann wird entweder flache Grübchen, die durch Einziehungen des Hymen gebildet werden, beobachtet haben, oder was noch wahrscheinlicher ist, die unmittelbar beiderseits am Urethralausgange mündenden ca. 1½—2 cm langen Schläuche, welche die

Gartner'schen Gänge repäsentieren (Textfig. 3). Diese konnte ich bei allen Untersuchungsobjekten erkennen: sie gestatten gleichfalls die Einführung einer Schweinsborste.

Die Anatomie der Vorhofsdrüsen weicht bei den kleinen Wiederkäuern in vielen Punkten von der des weiblichen Rindes ab. Als besonders bedeutungsvoll muss der Umstand gelten, dass die Glandula Bartholini beim Schaf im Gegensatz zu der der Kuh, bei welcher sie unter unsern Haustieren die mächtigste Entwicklung erfahren hat, in sehr vielen Fällen nicht wahrgenommen werden kann. Bei 57 Untersuchungsobjekten wurde sie nur in 16 Fällen nachgewiesen und unter diesen nur 11 Male beiderseitig. Ist die Drüse vorhanden, so hat sie eine den grossen Wiederkäuern entsprechende Lage; doch wird sie beim Schaf



Figur 3: Begattungsorgan des weiblichen Schafes. Im dorsalen Schamwinkel aufgeschnitten.

V = Vagina.
Vest = Vestibulum.
U = Harnröhre zum Teil aufgeschnitten mit sichtbarem Diverticulum suburethrale = *DS.*
H = Hymen.
Gl. vest. = Mündung der Glandula vestibularis Bartholini.
Cl = Clitoris.
LP = Labia pudendi.

ganz vom M. constrictor cunni, der hier ziemlich blass gefärbt ist, bedeckt.

Die Grösse der Drüse ist selbst bei gleichaltrigen Tieren verschieden: pfefferkorn- bis bohnengross. Im letzteren Falle beträgt ihre Länge ca. 1 cm, die Breite ½ cm.

Der Ausführungsgang ist bezüglich seiner Länge denselben Schwankungen unterworfen wie die Drüse selbst; er ist bei der eben erwähnten 7 mm lang. Seine Austrittsstelle aus dem Organ liegt nahe dem distalen Ende desselben; die Mündung an dem dorsalen Teil der Seitenwand, von dem schwach angedeuteten Hymen 2 cm, von den Schamlippen 3 cm entfernt. Wie beim Rinde, ist der Kanal von relativ grosser Weite und lässt deutlich eine ampulläre Ausbuchtung erkennen. Als wesentlicher Unterschied gegenüber dem genannten Tiere verengt er sich bei seinem Eintritt in die Drüse nach erfolgter Teilung auffallend, sodass man mittels einer Schweinsborste, die sich bequem in seine Ausmündung einführen lässt, kaum bis zur Organperipherie gelangen kann. Seine Vestibularöffnung sieht man oft ziemlich versteckt in einer der zahlreichen sagittal durch den Scheidenvorhof verlaufenden Falten verborgen (Textfig. 3).

Das von Hausmann beschriebene drüsige Aussehen des letzteren habe ich unter den 57 Fällen nur 15 Male feststellen können. Ich halte dies, wenn es vorkommt, nicht für normal, sondern bin der Ansicht, dass es sich um eine pathologische Schwellung der in der Scheidenschleimhaut überall vorhandenen Lymphfollikel handelt, wie sie ähnlich z. B. bei dem ansteckenden Scheidenkatarrh der Rinder sich darstellt (Taf. XX, Fig. 3). Die unter normalen Verhältnissen völlig glatte Mukosa zeigt sich bei diesen Objekten mehr oder weniger stark gerötet.

Auch im feineren Bau weicht die Bartholini'sche Drüse des Schafes von der des Rindes erheblich ab. Wie schon vorher ausgeführt, bestehen die weitgehendsten Grössenunterschiede derselben, falls sie überhaupt vorhanden ist, auch bei Tieren von gleichem Alter; ebenso konnte ich weitgehende Differenzen in histologischer Beziehung bemerken. Zunächst möchte ich die Verhältnisse bei einem Tier hervorheben mit nur pfefferkorngrosser Drüse. Hier verhält sich der Bau überraschend einfach. Die Drüse stellt nur einen einfachen, unverzweigten Schlauch vor, der durch eine enge Mündung, die eben nur eine Schweinsborste aufzunehmen

imstande ist, sich nach dem Vestibulum öffnet. Die Einstülpung ist 3 mm lang, ihre Öffnung hat ein Lumen von 1½ mm. Ausgekleidet ist die Wand des Sackes durch ein mehrschichtiges Plattenepithel, das mit dem des Scheidenvorhofes identisch ist. In der Schleimhaut des letzteren finden sich die in diesem Falle makroskopisch nicht sichtbaren Lymphfollikel. Der Drüsenhohlraum ist angefüllt mit einem gleichmässig gefärbten Sekret, dem in mehreren Objekten Spermafäden beigemischt sind (Taf. XX, Fig. 3). Bedeutend komplizierter selbst als beim weiblichen Rinde ist der Aufbau der grösseren Drüsen. Unverkennbar ist zunächst der zusammengesetzt tubulöse Bau. Der Ausführungsgang trägt in der Nähe seiner Mündung ein mehrschichtiges Plattenepithel, welches sich von der Vestibularschleimhaut aus in ihn einstülpt. In dem der Drüse näherliegenden Teile des Ganges fehlt dem mehrschichtigen Epithel die oberste abgeplattete Lage, statt dessen zeigt diese mehr kubisch gebildete Zellformen. Die den Hauptkanal zusammensetzenden Gänge stehen an Weite bedeutend hinter ihm zurück; sie enthalten, scharf abgesetzt vom mehrschichtigen, ein einschichtiges, hohes Zylinderepithel. Dieses hat ein gleichmässig gekörntes Protoplasma und ist mit grossem, ovalem Kern versehen, der an seiner Basis liegt. Eine Propria ist nicht vorhanden. Diese Abteilung des Gangsystems ist nur kurz und lässt sich als das „Schaltstück“ desselben auffassen (s. Taf., Fig. 4). Auf die Schaltstücke, die dem Rinde fehlen, folgen in der Anordnung des Kanalwerkes die schon bei letzterem erwähnten, ausgeweiteten Sekretröhren mit einem einschichtigen, flachzylindrischen bezw. kubischen Epithel mit grossem, runden Zellkern, der fast die ganze Höhe der Zelle einnimmt. Das Protoplasma ist stärker gekörnt als das der Endtubuli, daher von dunklerer Beschaffenheit. Im Verhältnis zu der des Rindes sind die auskleidenden Zellen der Sekretröhren beim Schaf niedriger. Im weit erheblicheren Masse noch ist dies mit dem Epithel der Drüsenendschläuche der Fall. Während bei der Kuh in diesen ein hohes, schmales Zylinderepithel anzutreffen ist, charakterisiert beim Schaf den Endtubulus ein niederes, einschichtiges. Der Zelleib des letzteren ist nicht viel höher als der des kubischen Epithels der Sekretröhren. Der Kern ist auch hier im Fuss der Zelle gelegen, hat aber eine mehr rundliche Form.

Sekret findet sich in allen Abschnitten des Gangsystems. Als charakteristisch für die Bartholini'sche Drüse des Schafes hebe ich die Anordnung des interstitiellen Stützgerüstes hervor. Dieses umgrenzt die einzelnen Primärläppchen viel schärfer, als es beim weiblichen Rinde der Fall ist. Während es als breite Züge die einzelnen Lobi umzieht, findet es sich in den Primärläppchen nur äusserst sparsam verteilt. Das kernhaltige Bindegewebe ist untermengt mit grossen Massen von elastischen Fasern und spärlich eingesprengten, glatten Muskelzellen. Letztere finden sich nur interlobär, selten interlobulär angeordnet.

Die Glandula vestibularis (Bartholini) der Katze.

Die Kenntnis der Drüsen beim genus Felis ist schon alt. Im 17. Jahrhundert hat bereits Perrault sie bei der Tigerin und der Löwin beschrieben und abgebildet. Tiedemann sah sie wiederholt bei der Hauskatze. Entgegen der Ansicht von Wassilieff konnte ich das Vorhandensein der Bartholini'schen Drüsen bei diesem Tiere regelmässig feststellen. Sie liegen stets in den Seitenwänden des Vestibulum vaginae in ein

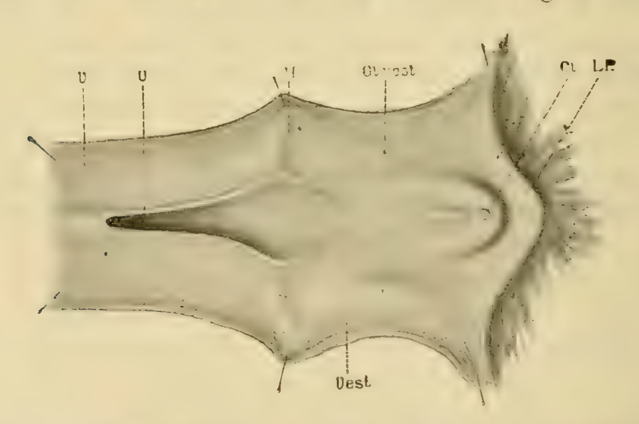


Fig. 6: Vestibulum vaginae der Katze; im dorsalen Schamwinkel aufgeschnitten.

V = Vagina.
Vest = Vestibulum vaginae.
U = Harnröhre aufgeschnitten.
H = Hymen.
Gl. vest = Mündung der Glandula vestibularis Bartholoni.
Cl = Clitoris.
LP = Labia pudendi.

Fettpolster eingebettet, das auch den umgebenden M. constrictor cunni durchsetzt. Unmittelbar ventral von ihr hat das Corpus cavernosum clitoridis seine Lage. In Übereinstimmung mit Leisering-Müller und Ellenberger-Baum fand ich die Drüsen von Erbsengrösse und von rundlicher bis ovaler Form. Im übrigen variiert die Grösse je nach Alter und Rasse des Tieres. Nach der Darstellung Fr. Müllers sind die Hauptausführungsgänge sehr weit. Ich konnte bei einer Länge von 1—1½ mm eine Weite von ¼—½ mm erkennen. Die Gangmündungen, welche, wie schon Leisering-Müller und Ellenberger-Baum angeben, deutlich wahrnehmbar sind, gestatten die Aufnahme einer Schweinsborste; die Entfernung von Hymen und Schamlippen ist in dem ca. 3½ cm langen Vestibulum die gleiche (Textfigur 6).

Die Bartholini'sche Drüse der Katze zeigt, wie die bisher beschriebenen, einen zusammengesetzt tubulösen Bau. Disselhorst, der die Cowper'sche Drüse beim männlichen Tier untersuchte, beschreibt ihn als alveolären. Das Gangsystem der Drüse ist weniger kompliziert zusammengesetzt, als das bei den Wiederkäuern. Es lassen sich nur drei verschiedene Abteilungen feststellen.

Der Drüsenausführungsgang zeigt in nächster Nähe seiner Mündung mehrschichtiges Plattenepithel, charakterisiert sich also wieder als eine Einstülpung des Vestibularepithels. Näher dem Drüsenkörper fehlen die obersten, stark abgeplatteten Zellenlagen. Die Wand des Kanals entbehrt, wie auch Leydig von der Drüse des männlichen Tieres weiss, der quergestreiften Muskulatur; sie besteht aus Bindegewebe, dem feine, elastische Fasern beigegeben sind. Die Weite des Ganges ist im Verhältnis zur Grösse der Drüse eine bedeutende; wie bei anderen Tieren, scheint er die Funktion eines Reservoirs für das Sekret zu besitzen. Charakteristisch nur für die Katze ist, dass der Ausführungsgang, abgesehen von der nächsten Nähe seiner Mündung, in seinem ganzen Verlaufe ohne Vermittlung von Sekretröhren oder Schaltstücken Drüsenendschläuche, die bis dicht an ihn herantreten, in sich aufnimmt (Taf. XX, Fig. 9). Ein Gleiches hat Leydig für das männliche Tier nachgewiesen. In den Hauptausführungsgang führen als zweiter Teil des Gangsystems die Sekretröhren. Diese tragen ein einschichtiges, niedriges

Zylinder- bezw. kubisches Epithel. Die Zellen sind bedeutend kleiner, vielleicht von halber Grösse, wie die in den Sekretröhren des Rindes; sie kommen ungefähr denen des Schafes an Grösse gleich. Der Kern ist von unregelmässiger Form und lässt besondere Strukturen nicht erkennen. Als letzter Abschnitt des Kanalsystems folgen die Drüsenendtubuli. Ihre Anordnung und Beschaffenheit ist für die Katze charakteristisch, sodass man an ihnen allein die Drüse als diesem Tier angehörig feststellen kann. Sie besitzen ein ungewöhnlich weites Lumen, das kaum den vierten Teil kleiner als das des Hauptganges ist. Als zweite Eigenart fällt auf, dass sie beträchtlich durch Bindegewebe voneinander getrennt sind, sodass man von einer Anordnung in Läppchen, in denen verschieden zahlreich Tubuli dicht zusammengelagert sind, nicht reden kann. Im Vergleich hierzu liegen die Drüsenschläuche beim Schaf weitaus am dichtesten, etwas weiter beim weiblichen Rind; namentlich beim Rind liegen sie, wie erwähnt, fast Wand an Wand. In völliger Übereinstimmung mit diesem Befunde steht der von Disselhorst, wenn er sagt, dass jeder Alveolus von einer derben, elastische Fasern enthaltenden Bindegewebshülle umgeben ist. Bezüglich des Epithels habe ich jedoch andere Beobachtungen gemacht: während Disselhorst beim männlichen Tier niedrige Zylinderzellen, die den ovalen Kern im unteren Drittel des Zelleibes trugen, erkannte, fand ich bei dem weiblichen Tier sehr hohe, die an Höhe die beim Rinde noch bei weitem übertreffen (Taf. XX, Fig. 10). Der im Fusse der Zelle gelegene ovale Kern wird vom Zelleib in seiner Höhe um das 4—5 fache überragt. Im Protoplasma eine Andeutung von Fäden, sowie eine starke Körnung, während Gianuzzische Halbmonde nicht zur Darstellung gebracht werden konnten. Sekretgänge, inter- wie intrazellulär habe ich stets vermisst.

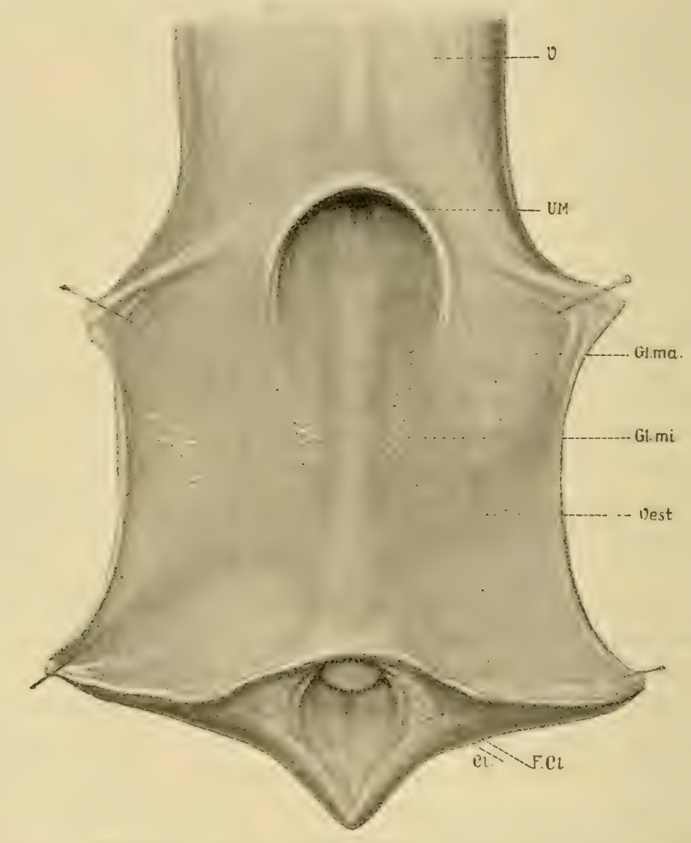
Die Drüse wird rings umgeben von einer Hülle vereinzelt liegender, quergestreifter Muskeln, von denen Bündel in das Organ nicht eindringen. Das interstitielle Gerüst besteht aus kernhaltigem Bindegewebe und elastischen Fasern. Dasselbe ist in erheblicher Menge gleichmässig um die Tubuli gelagert. Daher vermisst man bei der Bartholinischen Drüse der Katze, im Gegensatz zu dem Verhalten bei der Kuh und besonders beim Schaf, die Abgrenzung und Bildung von Primär- und Sekundärläppchen.

Sekret findet sich in allen Abschnitten des Gangsystems vor; es ist homogen schwach gefärbt und enthält keine Zellbestandteile.

Die Vestibulardrüsen beim Pferd.

Tiedemann leugnet das Vorhandensein von Drüsen im Vestibulum vaginae der Stute. Hier zeigen sich, wie er sagt, nur lange, schlauchartige und blind sich endigende Schleimbälge, die an der äussersten Fläche der Mutterscheide liegen in der Umgebung der Harnröhre; sie haben eine Länge von 1 – 1 1/2 Zoll. Die Cowpersche Drüse des Hengstes muss er nicht gekannt haben, denn er macht darauf aufmerksam, dass die erwähnten Drüsen nur den Weibchen solcher Säugetiere zuzukommen scheinen, bei deren Männchen sich die ersteren finden. Ausgebildete Vorsteher und Bartholinische Drüsen beim weiblichen Pferde findet auch Hausmann nicht. Er sagt: „Betrachtet man die innere Fläche des Scheidenvorhofes, so zeigen sich hinter der Öffnung der Harnröhre, neben der Rinne, die von hier den Harn ausführt, und die als Fortsetzung des Blasenhalses anzusehen ist, zu jeder Seite eine Reihe Drüsenöffnungen, wie die Mündungen der Ausführungskanäle der Vorsteherdrüse bei Hengsten. Mehr oben und an den Seiten des Vestibulum findet sich ein Häufchen ähnlicher Öffnungen, die den Ausführungsöffnungen der Cowperschen Drüsen entsprechen.“ Ähnliche Angaben macht Leisering-Müller: die an der unteren Wand des Vorhofes von ihm wahrgenommenen, schon mit blossem Auge sichtbaren, kleinen Hervorragungen, welche die Ausführungsgänge von Schlauchdrüsen enthalten, glaubt er mit den beiden seitlichen Reihen der in der männlichen Harnröhre vorkommenden Ausführungsgänge in Parallele ziehen zu können, während er die an dem oberen Teile der Seitenwände gesehenen 8—10 Hervorragungen, die in mehr unregelmässigen Gruppen angeordnet sind, für die Mündungsstellen der Bartholinischen Drüse anspricht. Franck hat nur zwei Reihen verkümmerter Drüsenschläuche beschrieben. Wohlausgebildet, wie sie der Grösse des Tieres entsprechen würden, habe auch ich dieselben niemals auffinden können; dagegen vermochte ich das Vorhandensein von Drüsenschläuchen im Vestibulum vaginae des weiblichen Pferdes in jedem Falle festzustellen. Ihre Lage ist jedoch keine konstante; meist findet man sie in vier Reihen angeordnet, die sagittal zum Vorhof gerichtet sind

(Textfig. 4). Die an der unteren Wand gelegenen, denen man bezüglich ihrer Grösse zu den beiden andern Reihen den Namen Glandulae vestibularis minores beigelegt hat, sollen nach Ellenberger-Baum ein Dreieck einschliessen, dessen Spitze der Klitoris zugekehrt ist. Dieses ist von mir nicht in jedem Falle beobachtet worden. Wie aus der Abbildung (Textfig. 4) ersicht-



Figur 4: Vestibulum Vaginae des Pferdes: im dorsalen Schamwinkel aufgeschnitten.

V = Vagina.
Vest = Vestibulum vaginae.
UM = Harnröhrenmündung.
Gl. ma = Glandula vestibularis maioris.
Gl. mi = Glandula vestibularis minoris.
Cl = Clitoris.
FCL = Fossa clitoridis.

lich ist, konvergieren die Drüsenreihen nur wenig. Die beiden andern unregelmässig an dem dorsalen Teil der Seitenwände gruppierten Reihen, die Glandulae vestibularis majores benannt sind, sollen nach Ellenberger-Baum den Bartholinischen Drüsen anderer Tiere entsprechen. Welches Homologon die kleinen Vorhofsdrüsen haben, ist von ihnen nicht erwähnt. Die Zahl der Drüsen ist, wie ihre Lage, sehr different: in dem abgebildeten Falle sind von den kleinen Scheidendrüsen jederseits 8 zu zählen, von den grossen linkerseits 7 gegenüber von 9 auf der rechten Seite. Beide Drüsenarten sind mit einem schlauchförmigen Ausführungsgang ausgestattet; derselbe lässt sich leicht mit der Mukosa nach jeder Richtung verschieben. Die Längen der Gänge sind sehr voneinander abweichend: neben äusserst kurzen treten solche von 5 cm Länge in die Erscheinung. Bei den Gl. vestibulares minores sind dieselben durchschnittlich entsprechend kleiner. Leisering-Müller findet die Drüsenkanäle für mässig starke Sonden 1—2 cm passierbar, während Tiedemann, wie erwähnt, sie 1—1½ Zoll lang fand. Der Drüsenkörper hat bei beiden Arten eine langgestreckte Form und eine Dicke von ½—1 mm; derselbe wird durch lockeres Bindegewebe von dem M. constrictor cunni getrennt. Die Mündungen der Drüsen sind schwer auffindbar. Leichter gelingt es, wenn man die im dorsalen Schamwinkel aufgeschnittene Scheide spannt. An der straffgezogenen Schleimhaut kann man die von Ellenberger-Baum erkannten Hervorragungen wahrnehmen. Die Öffnung des Drüsenganges gestattet bequem die Aufnahme einer Schweinsborste.

Die Drüsen gehören ihrem Aufbau nach, wie die der andern Säuger, zu den zusammengesetzt tubulösen (Taf. XX, Fig. 5). Es lassen sich Endschläuche, Sekretröhren und Ausführungsgang voneinander unterscheiden. Im übrigen konnte ich die von Disselhorst beim Hengst gemachten Beobachtungen bei dem weiblichen Tier in gleicher Weise feststellen. Disselhorst schreibt über die männliche Cowpersche Drüse: „Das mikroskopische Bild ist frappant, Bau und histologische Struktur habe ich bei keinem der von mir untersuchten Säugetiere ähnlich gefunden. Der Querschnitt eines Drüsenlappens macht den Eindruck eines schwammigen Gerüstes, in denen glatte Muskelzellen nicht nachzuweisen waren, und die zu ganz unregelmässigen Räumen zu-

sammentreten und nur selten wirkliche, kreisförmige Querschnitte von Drüsenschläuchen oder Alveolen aufweisen. Hie und da sieht man den Querschnitt eines Acinus wie mit dem Locheisen aus dem Gewebe herausgeschlagen. Es resultiert ein System von unregelmässigen Hohlräumen, in welches die von beiden Seiten mit dem Drüsenepithel besetzten Bindegewebsbälkchen zungenartig hineinragen. In den breiteren Septen liegen kräftige Gefässe; Kapillaren lassen sich bis hart unter den Epithelbesatz verfolgen. Das einstellige Zylinderepithel zeigt eine ausserordentlich starke Körnung des Protoplasma, vorzugsweise am distalen Ende, während die Region um den Kern und im basalen Teil der Zelle ganz hell sich ausnimmt. Die Zellen sind von zylindrischer Form und stehen auch hierin in einem gewissen Gegensatz zu den hohen, schmalen Zylinderzellen, welche sonst für die Cowpersche Drüse vieler Säuger charakteristisch sind. Der kleine, runde, im untern Dritteil oder im Fusse des Zellleibes liegende Kern ist hell, stark gekörnt und lässt nur einen Nukleolus erkennen; auch er weicht ab von den platten, oft stark reduzierten, unregelmässigen Kernen, die man sonst in den Zellen Cowperscher Drüsen bemerkt" (Taf. XX, Fig. 7). Diese Beschreibung kann genau auf die Verhältnisse beim weiblichen Tier angewendet werden und habe ich für dieses nur wenig hinzuzufügen. Der Hauptausführungsgang trägt als Einstülpung der Scheidenschleimhaut das mehrschichtige Plattenepithel derselben. Derselbe lässt nach allen Seiten die Sekretröhren, denen die Endtubuli aufgesetzt sind, abgehen. Sein Lumen erscheint daher auf dem Querschnitt strahlen- oder sternförmig. Die sehr geräumigen Sekretröhren tragen ein einschichtiges, kubisches Epithel von den beschriebenen Eigenschaften. Schneidemühl findet bei Kastraten in den grösseren Gängen eine doppelte Zellage, in der untern kubisches, in der obern zylinderförmiges. Ich glaube, dass diese Feststellung auf einer Täuschung beruht, hervorgerufen durch eine zu dicke Schnittführung. Mir ist anfangs Ähnliches geschehen, doch konnte ich mich an feinsten Schnitten von der einfachen Schichtung überzeugen. Die Drüsenendtubuli tragen das von Disselhorst beschriebene niedere Zylinderepithel.

Interessant ist, dass die Glandulae vestibulares minores den gleichen Bau besitzen, wie die Glandulae vestibulares maiores, deren einziger Unterschied nur in der makroskopischen Grösse be-

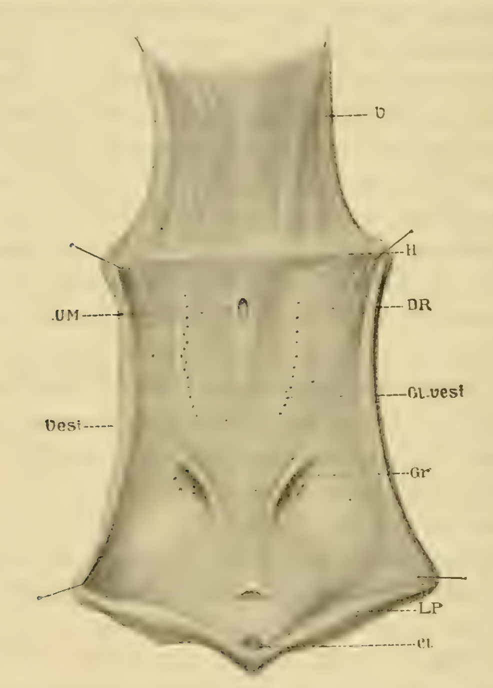
gründet liegt. Da diese, wie erwähnt, selbst sehr variabel ist, manche Gl. vestibulares maiores sogar bedeutend kleiner sind, als die sogenannten kleinen Vorhofsdrüsen, so erscheint es durchaus nicht gerechtfertigt, nur die erstere als Homologie der Bartholinischen Drüsen zu betrachten. Leisering-Müller glauben die kleinen Scheidendrüsen mit den beiden seitlichen Reihen der in der männlichen Harnröhre vorkommenden Ausführungsgänge in Parallele ziehen zu können; das ist nicht meine Ansicht, da ich beim weiblichen Esel neben deutlich ausgeprägten Gl. vestibulares maiores et minores ebenso deutlich ausgeprägte Ausführungsgänge in der Harnröhre gefunden habe. Letztere vermisse ich allerdings bei der Pferdestute. Bei der Esel- und Mauleselstute, deren Untersuchung mir durch die Güte des Herrn Prof. Kühn möglich war, liegen die anatomischen Verhältnisse der fraglichen Drüsen wie beim weiblichen Pferd. Das Sekret soll nach Fr. Müller während der Brunst in beträchtlicher Menge abgeschieden werden; dasselbe ist oft blutig, von zäher, dicklicher Konsistenz und stark riechend. Ich habe es in den Sekretröhren fast ständig angetroffen, konnte es aber zur chemischen Untersuchung nicht in genügenden Mengen gewinnen.

Die Vestibulardrüsen des Schweines.

Bei keinem Tier sind die Angaben über das Vorkommen von Vestibulardrüsen so voneinander abweichend, als beim weiblichen Schwein. Die meisten Autoren sind sich darin einig, dass Bartholinische Drüsen bei diesem Tiere nicht vorhanden sind. Nur Hausmann, ferner Ley und Franck beschreiben neben der Einmündung der Harnröhre zwei Grübchen als die Andeutung der Stellen, „wo beim Eber die Samenbläschen sich öffnen.“ Im übrigen Teil des Vorhofes Reihen von kleinen Pünktchen, als Poren der Vorsteher-Drüse, und nach hinten zwei Grübchen, welche den Cowperschen Drüsen entsprechen. Sich direkt widersprechend sind die Angaben von Ellenberger-Baum; in der neuesten Auflage ihres Lehrbuches erwähnen sie gleichfalls diese Wärzchen, in denen Drüsen ausmünden sollen, weiterhin heben sie jedoch im Gegensatz hierzu hervor, dass Vestibulardrüsen beim weiblichen Schwein fehlen.

Bei meinen Untersuchungen habe ich zwar Lage und Grösse der Drüsen als in hohem Grade veränderlich erkannt, soviel

aber als feststehend beobachtet, dass in jedem Vestibulum vaginae Drüsen anzutreffen sind. Diese erscheinen wie beim Pferd in Reihen angeordnet, die sagittal zum Vorhofe gerichtet sind. Man kann ihre Gegenwart sehr leicht feststellen, wenn man, wie früher beschrieben, die Scheide im dorsalen Winkel aufschneidet und aufspannt. Alsdann treten die Drüsenmündungen als kleine Wärzchen von etwa stecknadelkopf Grösse hervor. Die Zahl der Drüsenreihen ist sehr wechselnd, am häufigsten kann man deren 2, oft 5—7 und mehr beobachten. In der Textfig. 5 sieht man 2 Drüsenreihen gut ausgebildet, während noch 6 andere



Figur 5: Vestibulum vaginae des Schweines im dorsalen Schamwinkel aufgeschnitten.

V = Vagina.
Vest = Vestibulum vaginae.
H = Hymen.
UM = Harnröhrenmündung.
Gl. vest = Glandulae vestibulares.
DR = Drüsen wenig ausgebildet.
Gr = Schleimhautgrübchen.
Cl = Clitoris.
LP = Labia pudendi

verkümmert angedeutet sind. Sie nehmen ihren Anfang in nächster Nähe des Hymen und ziehen sich in verschiedener Länge, meist bis zur Hälfte durch das Vestibulum vaginae. Die von Hausmann, Leyh und Franck neben der Ausmündung der Harnröhre beschriebenen Grübchen habe ich nicht aufzufinden vermocht, dagegen die von Ellenberger-Günther erwähnten, die sich in der ventralen Wand jederseits 3—4 cm vor dem Eingang in den Scheidenvorhof ermitteln lassen. Sie enthalten, wie die genannten Autoren richtig beobachtet haben, die Mündungen einiger Drüsen, die an Grösse die in Reihen angeordneten meist übertreffen. Die Weite der Ausführungsgänge aller erwähnten drüsigen Organe ist zur Grösse derselben eine beträchtliche. Schweinsborsten lassen sich bequem wenigstens in die grösseren Gebilde einführen; diese haben einen Umfang eines Stecknadelkopfes bis eines Pfefferkornes.

Die Drüsen haben einen so charakteristischen Bau, dass sie von den Vestibulardrüsen anderer Säuger nicht unwesentlich abweichen. Übereinstimmend mit diesen sind sie zu den zusammengesetzt tubulösen Drüsen zu zählen. Ihr Ausführungsgang ist kurz aber weit, da die ihn zusammensetzenden weiten Hauptgänge sich vereinigen, um gemeinsam zu münden (Taf. XX, Fig. 8). Wie bei den übrigen Säugern trägt der Gang das mehrschichtige Plattenepithel des Scheidenvorhofes. Die fast die ganze Drüse gradlinig durchsetzenden kleinen Hauptgänge, deren Weite nach dem Grunde der Drüse nur sehr wenig abnimmt, tragen ein geschichtetes, kubisches oder niederes Zylinderepithel. Es stimmen meine Beobachtungen in diesem Punkte mit den von Schneidemühl beim männlichen Kastraten gemachten überein. Den Hauptgängen sitzen nur verhältnismässig wenig Drüsenendschläuche auf. Diese zeigen nahe ihrer Abzweigung von den ersteren noch ein grösseres Lumen, und dieser Teil ist vielleicht als Sekretröhre aufzufassen; der Peripherie zu schwindet dieses jedoch immermehr, sodass sich das die Tubuli auskleidende Epithel zentral oft berührt. Ellenberger-Günther finden die Drüsenalveolen mit einem Zylinderepithel versehen und von einem submukösen Venennetz umgeben. Letzteres habe ich bestätigen können. Die Zylinderzellen der Drüsenendschläuche sind niedrig, mit verhältnismässig grossem Kern, der die Mitte der Zelle einnimmt und meist von länglicher Form ist. Der

Protoplasmaleib ist ziemlich hell ohne auffallende Körnung. Umgeben wird die Drüse, wie dies Disselhorst bei der Glandula Cowperi des Ebers hervorhebt, von allen Seiten durch eine derbe Kapsel aus Bindewebe, das starke Züge in das Drüseninnere hineinschickt. Die Drüsenendschläuche liegen jedoch fast Wand an Wand, nur wenig elastische Fasern stellen das Stützgerüst derselben vor. In den breiten Zügen desselben zwischen den Hauptgängen ist ein grosser Kernreichtum zu konstatieren, sodass man von einer Ansammlung von Lymphkörperchen reden kann. Das überreichlich in den grösseren Gängen anzutreffende Sekret fand ich in völliger Übereinstimmung mit dem von Disselhorst beschriebenen. Es ist nicht wie bei den übrigen von mir untersuchten Säugern homogen und schwach gefärbt, sondern es besteht fast nur aus stäbchenförmigen zarten Körpern und feiner punktierter Masse.

Die Vestibular-Drüsen beim Hunde.

Die von Hausmann als Homologa der Prostata, von L. Franck als solche der Glandula Cowperi beschriebenen, von Schmaltz gleichfalls gefundenen und Glandulae vestibularis minores benannten Drüsen im Scheidenvorhof der Hündin habe ich in einigen Fällen ebenfalls als vorhanden feststellen können. Im Gegensatz zu Schmaltz, der sie regelmässig beobachtete, habe ich sie sehr oft selbst mit der Lupe nicht auffinden können. Nach seinen Angaben lässt sich in die Mündungen der grösseren Anlagen eine Schweinsborste einführen; dieses ist mir auch bei den grössten Tieren, einer Dogge und drei Jagdhunden, nicht möglich gewesen. Die von Franck-Martin, ferner von Ellenberger-Baum zu beiden Seiten der Harnröhrenmündung erwähnten blinden Grube, habe ich bei meinen Untersuchungen nie vermisst. Die Drüsen liegen, wenn sie in die Erscheinung traten an der von Hausmann, Franck und Schmaltz bezeichneten Stelle, nämlich zu beiden Seiten eines an der ventralen Vorhofswand sich darstellenden Schleimhautwulstes. Dieser nimmt in zwei Abteilungen, am Hymen beginnend und die Urethramündung einschliessend, seinen Anfang und verliert sich allmählich in der Mitte des Vestibulum vaginae. Die Mündungsöffnungen, von denen sich meist 4—5 erkennen lassen, sind in Längsreihen angeordnet. Auf den durch die erwähnten Öffnungen angelegten

Sagittalschnitten konnte ich erkennen, dass es sich um eigentliche Drüsen nicht handelt. Den von Schmaltz erwähnten beträchtlich grossen Drüsenkörper vermochte ich nicht aufzufinden.

Im mikroskopischen Bilde ist nur eine 1—1½ mm tiefe Epitheleinstülpung in die Augen fallend. Die Wand der vermeintlichen Drüse trägt Vestibularepithel, das selbst im Fundus seinen Charakter nicht ändert. Sekretion konnte ich nicht wahrnehmen.

Embryologisches.

Über die Bartholinischen Drüsen bei den weiblichen Säugern ist entwicklungsgeschichtlich nur wenig gearbeitet worden und dieses Wenige berücksichtigt nur die Verhältnisse beim menschlichen Weibe. Die ersten Angaben stammen aus dem Jahre 1863 von J. Henle, der zur Lösung der Frage, ob die Bartholinische Drüse dem Geschlechts- oder Harnapparat zuzuzählen sei, festgestellt, dass sich beim neugeborenen menschlichen Weibe schon eine Sekretion bemerkbar mache und dass die Drüse vor der Pubertät verhältnismässig nicht kleiner sei als bei geschlechtsreifen Individuen. (s. u.) Embryonale Sekretion beschreibt Geigel 1885 und Tourneux 1889, während van Ackern in seiner in demselben Jahre erschienenen Arbeit nichts darüber bemerkt. Die erste Anlage der Drüsen scheint sich beim menschlichen Weibe gegen Ende des vierten Monats auszubilden. Van Ackern konnte zu dieser Zeit ermitteln, dass der Ausführungsgang in den letzten Abschnitt des Sinus urogenitalis vor seiner Öffnung einmündete und beiderseits an seinem untersten Teil 5 Epithelausstülpungen trug, welche die ersten Acini der Drüse vorstellten. Diese liegen nicht dicht aneinander, sondern sind durch Bindegewebe getrennt. Ein ähnlicher Befund ist beim fünf monatlichen Foetus zu machen, nur dass hier eine Vermehrung der Ausstülpungen zu verzeichnen ist, die jetzt näher zusammen liegen und schon den Eindruck eines mehr einheitlichen Organes machen. Eine Teilung des Ausführungsganges kurz vor der Einmündung in das Vestibulum ist gleichfalls zu beobachten. Der Gang verläuft von vorn-oben nach hinten-unten. Im sechsten Monat findet sich kein Bindegewebe mehr zwischen den Acini vor. Die Entwicklung der Drüsenanlagen ist nach van Ackern keine gleichmässige, die linke bleibt hinter der rechten zurück. Abgesehen von der letzten Beobachtung, decken sich diese Angaben mit denen von

Tourneux und Geigel. Ersterer findet die ersten Anfänge der Bartholinischen Drüsen beim 4, 4—5, 7 cm langen Foetus, bei dem sie sich als eine knospenartige Anlage repräsentieren, bei 7,5 cm langen Foetus haben sich zwei solide Stränge mit einigen Verzweigungen ausgebildet, bei einem von 9,9 cm Länge schon ein Lumen. Die Drüsen von 5—6 Monat unterschieden sich nicht von solchen von 9—12 Jahren. Mit 16—18 Jahren tritt zum zweiten Mal Sekretion ein. Vitalis Müller unterscheidet in der Entwicklung zwei Stadien. Das erste reicht bis zur Drüsenanlage. Diese, als eine solide knospenartige Bildung aus einer Wucherung des Epithels des Sinus urogenitalis hervorgegangen, bekommt ein Lumen.

Das am peripheren Ende der Drüse zunächst in soliden Zapfen weiter wuchernde Epithel höhlt sich und bildet Verzweigungen, die mit einem zweischichtigen kubischen Zellenlager ausgekleidet sind. Im zweiten Stadium sind die ersten Anfänge der Sekretion zu ermitteln, in den Endkammern fallen die hohen Zylinderzellen, denen Schleimzellen untermischt sind, auf, während der Ausführungsgang das Plattenepithel des Vestibulum zeigt. Die Anlage der Drüsen findet Vitalis Müller stets tubulös. Ihm konnte ich die einzigen Angaben über die embryonale Entwicklung derselben beim Rinderfoetus entnehmen. Hier vermochte Müller gleichfalls in den Endkammern eine Umwandlung von Epithel in Schleimzellen festzustellen; die Gianuzzischen Halbmonde sind deutlich ausgesprochen. Das Epithel ist zweischichtig zylindrisch, die Hauptausführungsgänge sind mit Schleimzellen besetzt.

Meine eigenen Untersuchungen, die sich auf die Foeten von Pferd und Rind erstrecken, stimmen im allgemeinen mit diesen Erfahrungen überein. Da sich das Alter der Embryonen bei unsern Haussäugern nicht so genau wie beim Menschen ermitteln lässt, habe ich, um einen gewissen Anhalt für dasselbe zu haben, die Länge der Früchte vom Scheitel bis zur Schwanzwurzel gemessen. Bei einem 41 cm langen weiblichen Pferdeembryo, der fast völlig unbehaart war und nur ganz vereinzelt Tasthaare in der Augenbrauengegend erkennen liess, und der nach den Angaben von L. Franck auf etwa 5 Monat zu schätzen ist, fand ich die Vestibular-Drüsen schon vollkommen angelegt. Sie stellten einen 5 mm langen Schlauch vor, von dessen äusserstem Ende ca. 8—10 Endschläuche, die voneinander durch reichliche

Mengen Bindegewebe getrennt sind, abgehen (Tafel XX, Fig. 5 u. 6). Die letzten Ausläufer enden in der Nähe des schon ausgebildeten Corpus cavernosum. Diese Tubuli zeigen am Drüsengange ein kleines Lumen, der Peripherie zu sind sie dagegen von solider Beschaffenheit. An der Seitenwand des Schlauches kann ich gleichfalls die ersten Anlagen der späteren Drüsenverzweigungen wahrnehmen (Tafel XX, Fig. 5); diese sitzen als solide Knospen der Wand auf. Das die Drüse später charakterisierende Epithel hat sich noch nicht differenziert. Zwar bemerkte ich am Ende des Ausführungsganges schon das mehrschichtige Plattenepithel und in den Drüsenendschläuchen zu dieser Zeit die niedern Zylinderzellen, doch scheinen letztere noch in mehreren Schichten angeordnet zu sein. Sekret habe ich stets nachzuweisen vermocht; es war wie beim erwachsenen Tiere schwach und homogen gefärbt (Taf. XX, Fig. 6). Bei einer 9—10 Monate alten Frucht habe ich dieselben Beobachtungen machen können. Auch hier hat sich das Epithel noch nicht definitiv zu den einzelnen Gangsystemen umgestaltet. Die Drüse hat nur an Grösse zugenommen.

Die von mir untersuchten Rindsembryonen sind nach meiner Schätzung 5—6 Monate alt gewesen. Die Anlagen der Glandulae Bartholini repräsentieren meist noch solide, nur ein kleines Lumen aufweisende Schläuche, die sich schon vielfach verzweigt haben. An zahlreichen Stellen sieht man auch bei ihnen sich solide Knospen entwickeln Zu einer Differenzierung des Epithels ist es auch hier noch nicht gekommen. Ein Gleiches gilt von sechsmonatlichen Früchten, doch gelangt bei diesen in den Endkammern schon ein einschichtiges Zylinderepithel, allerdings von niederer Form, zur Darstellung. Die hohe Zylinderzelle mit basalem Kern, wie sie stets beim erwachsenen Tiere festgestellt wurde, konnte ich niemals auffinden. Sekret ist in allen Fällen vorhanden, jedoch oft nur in geringen Mengen. Die von V. Müller beobachteten Schleimzellen, Gianuzzische Halbmonde, konnte ich nicht feststellen; ebensowenig die von ihm erwähnten Schleimdrüsen längs des Ausführungsganges.

Physiologisches.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass die embryonal völlig gleichen Anlagen der Geschlechtsorgane sich später zu dem männlichen und weiblichen Typus differenzieren; dieses gilt ins-

besondere für die Begattungsorgane. Mit der Umgestaltung geht naturgemäss eine solche der physiologischen Zwecke Hand in Hand. Es ist daher leicht verständlich, dass die vom Begattungsorgane aus gebildeten Drüsen eine gleiche physiologische Modifikation erfahren müssen. Während sich beim männlichen Individuum das Sekret der Cowperschen Drüse, nach dem heutigen Stand der Frage wohl unbestritten dem Sperma beimischt, kann eine ähnliche Funktion für das Sekret der weiblichen Drüse nicht in Frage kommen. Schon aus diesem Grunde ist man daher nicht in der Lage die letztere als eine accessorische Geschlechtsdrüse im eigentlichen Sinne ansprechen. Trotzdem muss sie mit der männlichen als morphologisch identisch aufgefasst werden. Schon Tiedemann äusserte die Meinung, dass die Bartholinischen Drüsen nur den Weibchen solcher Säugetiergattungen zuzukommen scheinen, bei deren Männchen sich Cowpersche Drüsen finden. Obgleich er sich in seinen Angaben beim Pferd zu widersprechen scheint, darf man sich doch zu seiner Anschauung bekennen; auch ich habe sie bei meinen Untersuchungen bestätigen können. Bei allen Säugern mit Ausnahme des Hundes, bei dem keine Cowperschen Drüsen vorkommen, konnte ich Scheidendrüsen nachweisen. Das Fehlen derselben bei diesem Tiere, wie die sehr rudimentäre Ausbildung beim Pferd, Schwein und oft beim Schaf lassen die Notwendigkeit durch ihr Sekret beim Geschlechtsakte tätig zu sein, fraglich erscheinen. Auch die starke Entwicklung des Organs beim weiblichen Rinde spricht nicht gegen diese Tatsache, da Befruchtung trotz vollkommen cystoider Entartung der Drüse wiederholt beobachtet wurde. Röder hat bei seinen Scheidenuntersuchungen nach Schwergeburten beim Rind diese Cysten häufig genug gesehen. Im übrigen erfahren wir durch Steinach, dass das Sekret der männlichen accessorischen Geschlechtsdrüsen zur Befruchtung nicht dringend absolut notwendig, sondern dass hierbei wesentlich der prostatische Saft ausschlaggebend ist. Denkbar wäre immerhin, dass der unabhängig von den Keimdrüsen sich entwickelnde Geschlechtssinn, durch die Gegenwart der in dem Drüsensekrete vorkommenden riechenden Stoffe angeregt würde. Welche Rolle überdem der Geruchsinn zur Anregung des Geschlechtsaktes bei unseren Haustieren spielt, davon kann man sich leicht überzeugen. In wie weit allerdings diese Geruchsstoffe gerade von der Drüse gebildet werden, wage ich nicht zu entscheiden.

Die Zugehörigkeit der männlichen Glandulae Cowperi zum Geschlechtsapparat ist von Bilharz wegen der von ihm beim Eunuchen ermittelten normalen Entwicklung der Drüsen, ferner von Henle wegen ihrer frühzeitigen Sekretion in Abrede gestellt worden. Ganz abgesehen davon, dass eine embryonale Scheide eines Schutzes gegen die Einwirkungen des Harns nicht bedarf, da dieser nicht durch die Scheide entleert wird, sondern sich in die Allantois ergiesst, so ist hierzu im Gegensatz die männliche Cowpersche Drüse als Teil des Geschlechtsapparates angesprochen, so von Stilling und Leuckart für den Menschen, von Schneidemühl für unsere Haussäuger, und zwar wesentlich auf Grund ihres Verhaltens nach Kastrationen. Mag dies immerhin durch ihre Arbeiten festgestellt sein, so ist damit ein Gleiches für die Bartholinische Drüse nicht erwiesen. Bei den verschiedenen Funktionen der männlichen und weiblichen Begattungsorgane lässt sich die Tätigkeit der Cowperschen mit der Bartholinischen Drüse kaum in Beziehung setzen Dagegen spricht erstens, dass beim männlichen Tier das Drüsensekret nur während der Ijakulation abgesondert wird, während man eine reichliche Absonderung beim weiblichen Individuum auch zu anderen Zeiten beobachtet, beimPferd z. B. im Anschluss an die nach dem Urinieren ständig auftretenden Scheidenkontraktionen. Dass der physiologische Wert des Sekretes die gleiche Bedeutung habe für beide Geschlechter, indem auch der des weiblichen Individuums bei der Kohabitation dem männlichen Sperma beigemischt würde, wie Bergh meint, muss bezweifelt werden, da diese Vermischung wegen der oft nur sekundenlang währenden Kohabitation mancher Haustiere, kaum zustande kommen dürfte. Das Sperma wird, wie Hausmann nachwies bei einer Anzahl von Tieren, welche eine gut ausgebildete Bartholinische Drüse besitzen, wie das Rind sofort durch den geöffneten Muttermund in die Gebärmutter gespritzt, während das nicht Verwertete durch auftretende Scheidenkontraktionen nach aussen entleert wird.

Nach meiner Ansicht hat die Bartholinische Drüse den Zweck, als Schutzorgan für das Vestibulum vaginae zu dienen, und zwar durch den hohen Gehalt ihres Sekretes an schleimähnlichen Substanzen. Diese bilden sowohl eine Schutzdecke gegen die schädlichen Einwirkungen des Harns als auch gegen allenfalsige Reibungsdefekte durch den eindringenden Penis, dem sie

andrerseits das Eindringen erleichtern. Auch gegen den Harn muss der Scheidenvorhof geschützt werden, da ersterer bei der Weite der Ausgangswege nicht in dem Masse wie beim männlichen Tiere durch Muskelkontraktion ausgepresst wird, und durch den sehr erleichterten Luftzutritt eine schädigende Harnfäulnis eintreten kann. Eine vermehrte Sekretion während der Brunstzeit ist leicht verständlich, da das Vestibulum zu dieser Zeit sehr empfindlich ist, und eines erhöhten Schutzes bedarf. Letzteres ist besonders bei dem mit Rutenstacheln versehenen männlichen Gliede des Katers von grosser Bedeutung Beim Hunde, dem die Vestibular-Drüse fehlt, wird dagegen das Einführen des Penis sehr erleichtert, weil die Erektion erst während der Begattung, nie vor derselben erfolgt. Gerade beim Hunde beobachtet man nicht selten während der Brünstigkeit oft eine dem menschlichen Weibe ähnliche Menstruation. Ein Schutz gegen die Einwirkungen des Harns ist übrigens auch in der äusserst derben Beschaffenheit der Vestibularschleimhaut gegeben, die bei keinem anderen der untersuchten Tiere in diesem Masse ausgesprochen ist, wie bei der Hündin. Ferner in der stark entwickelten Muskularis mucosae, die man gleichfalls bei diesem Tiere beobachten kann und durch deren Kontraktion eine völlige schnelle Entleerung des Harns ermöglicht wird.

Zusammenfassung.

Die Endergebnisse meiner Untersuchungen lassen sich kurz dahin zusammenfassen:

Bei allen von mir untersuchten Säugern sind in der Scheide Drüsen in mehr oder weniger starker Ausbildung nachzuweisen. Sie fehlen nur den Caniden beider Geschlechter. Die beim Hunde als Drüsen angesprochenen Gebilde stellen nur Epitheleinstülpungen vor. Es hat daher die Annahme, dass die Scheidendrüsen in allen den Fällen beobachtet werden, bei denen auch die männlichen Individuen Compersche Drüsen besitzen einige Berechtigung. Dieses Verhalten kommt auch in den embryonalen Anlagen zur Geltung, so dass an ein Schwinden der Drüse beim weiblichen Tiere während der Entwicklung nicht gedacht werden kann.

Beim menschlichen Weibe, bei dem weiblichen Rind, Schaf und der Katze kommt die Bartholinische Drüse in der Zweizahl

vor und ist bei diesen Individuen verhältnismässig stark ausgebildet. Beim Schaf ist sie oft wenig entwickelt, und kann auf einer Seite oder überhaupt fehlen. Beim weiblichen Pferd, Esel und Maulesel, ferner beim Schwein lassen sie sich bei allen Individuen ermitteln; und zwar erscheinen die einzelnen Drüsengruppen, deren Zahl grossen Schwankungen unterworfen ist, reihenweise in der Längsrichtung angeordnet. Die Anzahl dieser Reihen ist gleichfalls niemals konstant, namentlich gilt dies für das Schwein, wo oft nur 2, mitunter 6—8 und mehr Reihen anzutreffen sind.

Dort, wo die Drüse als einzelner, gut umgrenzter Körper in die Erscheinung tritt, varriiert die Grösse derselben; meist sieht man sie beim menschlichen Weibe bohnengross, bei der Kuh von der Grösse einer Kastanie, beim Schaf wenig kleiner als beim menschlichen Weibe.

Bei der Katze erreichen sie den Umfang einer Erbse. Am schwächsten sind sie beim Pferd und Schwein entwickelt, wo ihr Drüsenkörper höchstens pfefferkorngross gefunden wird.

Übereinstimmend konnte ich bei allen untersuchten Arten feststellen, dass die Drüsen durchweg Hohlräume, die durch Ausbuchtungen des Gangsystems gebildet werden, enthalten. Sie besitzen die Funktion, das ständig gebildete Sekret in sich aufzunehmen, um es bei geeigneter Gelegenheit auszuscheiden.

Um eine schnelle Ausscheidung zu erleichtern, ist der Ausführungsgang kurz aber weit; oft von ampullenförmiger Beschaffenheit; so in ausgesprochenem Masse bei der Kuh und bei der Katze. Bei allen von mir untersuchten Tieren haben die Drüsen einen zusammengesetzt tubulösen Charakter. Im Gangsystem sind noch besondere Sekretröhren, beim Schaf auch Schaltstücke nachweisbar, beide kenntlich durch ein besonderes Epithel. Der Ausführungsgang wird bei allen Tieren, und wie ich der Literatur entnehme, auch beim Menschen durch eine Einstülpung der Scheidenschleimhaut gebildet, man trifft daher in seinem ersten Abschnitt das geschichtete Plattenepithel des Vestibulum an. Die Sekretröhren, die meist ausgebuchtet sind, lassen ein niederes Zylinder- oder kubisches Epithel, die der Endtubuli das eigentliche Drüsenepithel, ein höheres Zylinderepithel und zwar in einer Schicht erkennen. Charakteristisch für die Cowpersche Drüse beider Geschlechter ist bei Mensch, Rind, Schaf, Katze die hohe Zylinderform der Drüsenzellen, und der an der Basis

belegene, unregelmässig geformte Kern. Die höchsten derartigen Zellen weist die Katze auf, dann folgen Mensch und Rind, erheblich niedriger sind die Zellen des Schafes. Diese bilden gewissermassen den Übergang zu den sehr niederen Zellen vom Pferd und Schwein. Eine Membrana propria wird in allen Fällen vermisst.

Quergestreifte Muskulatur habe ich nur in der Drüsenperipherie angetroffen, niemals in der Drüsenwand; hier treten in geringer Menge glatte Muskelfasern, elastische Fasern dagegen in grösserer Verbreitung auf. Die Verteilung des interstitiellen Bindegewebes ist für jede Tierart charakteristisch. Die reichliche Versorgung des bindegewebigen Stützgerüstes mit Blutgefässen ist allen diesen von mir untersuchten Tieren gemeinsam. Doch lassen die Vestibulardrüsen bei den einzelnen Arten besondere Eigentümlichkeiten erkennen, und unterscheiden sich nicht selten dadurch sogar bei einzelnen Individuen. Ich möchte einige hierher gehörige Unterschiede kurz festlegen:

1. Mensch. Drüse etwa bohnengross. Ausführungsgang im Gegensatz zu Rind, Schaf, Katze und Schwein ziemlich lang. Er soll oft in ungleicher Höhe an den beiden Seiten des Vestibulum münden; zuweilen soll er sich in eine der Lakunen, die sich in der Nähe der Urethramündung oder auch an den Seiten der Vorhofswände finden, öffnen. Die Länge des Ganges beträgt 15—20 mm. Das interstitielle Gewebe ist nach dem, was ich darüber der Literatur entnehme, stark entwickelt, und enthält oft quergestreifte Muskeln. Die Alveolen treten in den einzelnen Läppchen in fächerförmiger Anordnung in die Erscheinung.

2. Rind. Drüse nierenförmig; besitzt ein traubiges Aussehen. Der Ausführungsgang zeigt Ampullenform und nimmt Drüschen in seinem Verlaufe nicht in sich auf. Er ist $1^1/_2$—2 cm lang und mündet mit weitem Lumen, das eine Sonde von der Stärke eines Bleistiftes aufzunehmen vermag. Lakunen wie sie beim menschlichen Weibe beobachtet sind, kommen nicht vor; dagegen werden stets die Gartnerschen Gänge gefunden. Sekret wird in grossen Mengen gebildet; es ist durchsichtig, hell, von leicht fadenziehender Beschaffenheit, oft schwach gekörnt. Es erhärtet an der Luft und sieht dann dem Bienenhonig nicht unähnlich. Von echtem Mucin weisst das Sekret nur minimale Spuren auf. Die Sekretröhren sind mit einschichtigem kubischen

Epithel, dessen Protoplasma stark gekörnt, daher dunkler als das Drüsenepithel erscheint, ausgerüstet; der Kern füllt fast den Zelleib aus. Tubuli mit hohen Zylinderzellen in einer Schicht. Kern im Fusse der Zelle, oft reduziert. Die Drüsenendschläuche zeigen Anordnung in Primärläppchen, und enthalten ziemlich reichlich Stützgerüstgewebe (Taf. XX, Fig. 11).

3. Kalb. Drüse rundlich; kirschgross. Eine Differenzierung der Gangsysteme ist unverkennbar. Parenchym an Masse relativ gering.

4. Schaf. Drüse fehlt oft. Schaltstücke mit hohen einschichtigen Zylinderzellen ausgekleidet; Epithel im Ganzen niedriger als beim weiblichen Rinde. Dieses gilt in erster Linie für die eigentlichen Drüsenzellen. Scharf abgesetzte Anordnung in Primärläppchen; in diesen sehr enge Lagerung der Parenchymzellen, die fast Wand an Wand liegen (Taf. XX, Fig. 3 u. 4).

5. Katze. Der Hauptausführungsgang nimmt, abgesehen von der nächsten Nähe seiner Mündung Drüsenendschläuche in sich auf, eine Erscheinung, welche auch beim menschlichen Weibe vorhanden ist, dem Rind und Schaf aber fehlt. Die Sekretröhren haben das niedrigste bei den Haussäugern beobachtete kubische Epithel. Die Parenchymzellen zeigen die höchste Zylinderform. Eine Anordnung in Primärläppchen fehlt, jeder einzelne Tubulus, umgeben von seinem starken Bindegewebsgerüst, zeigt ein auffallend weites Lumen (Taf. XX, Fig. 9 u. 10).

6. Pferd. Die Scheidendrüsen sind hier am schwächsten entwickelt. Die Glandulae vestibulares maiores et minores sind in Bezug auf Endschläuche, Sekretröhren und Ausführungsgang von gleichem Bau. Der Querschnitt macht den Eindruck eines schwammigen Gerüstes, in dessen Balkenwerk glatte Muskelfasern fehlen, und das zu unregelmässigen Räumen zusammentritt. Die Parenchymzellen von niederer Zylinderform, kaum höher als die der Sekretröhren. Ausführungsgang auf dem Querschnitt strahlenförmig (Taf. XX, Fig. 5, 6 u. 7).

6. Schwein. Ausführungsgang sehr kurz; in ihm münden in ihrer ganzen Länge fast gleichweite Nebengänge mit gleichem Epithel, die in sehr enge Drüsentubuli von nur geringer Zahl auslaufen. Die niederen Parenchymzellen sind mit mittelständigem Kern ausgerüstet. Ein Lumen der Tubuli ist oft kaum nachweisbar. Auffallend ist die grosse Ansammlung eines stark dunkel

gefärbten Sekretes, das zu dem schwach gefärbten der andern Säuger in scharfen Gegensatz tritt. Das Bindegewebe umgiebt die Drüse kapselartig und umzieht die grösseren Gänge in breiten Zügen, während die Tubuli Wand an Wand liegen (Taf. XX, Fig. 8).

7. Hund. Hier finden sich drüsige Bildungen im eigentlichen Sinne nicht vor.

Obgleich die Vestibulardrüsen manches Gemeinsame erkennen lassen, so namentlich in Bezug auf ihre entwicklungsgeschichtliche Entstehung, den tubulösen Bau und die physiologische Funktion, so ist es doch nicht ohne Weiteres angängig, sie nur auf Grund ihrer anatomischen Struktur, und ihres äusseren Habitus sämtlich den Bartholinischen Drüsen zuzurechnen. Ich hebe besonders die grossen Unterschiede im äusseren Aussehen, vor allem die verschieden starke Ausbildung, welche von nur rudimentärer Andeutung bis zum starken, voll entwickelten Organ bei den untersuchten Arten ins Auge fiel, hervor. Eine anatomische Untersuchung allein kann nicht Aufschluss geben über die morphologische Identität dieser Gebilde, hierzu bedürfen wir, wie schon Disselhorst in seinen Untersuchungen über die Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane hervorgehoben hat, umfangreicher entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen auf vergleichender Basis.

Die gesamte ontogenetische Entwicklung des Organes ist interessant und bedeutungsvoll. Wir sehen sie bei den männlichen Vertretern der niedersten Säuger als die einzigen accessorischen Anhänge des Genitalapparates bei den Monotremen und Marsupialen. Aber auch hier ist die Form des sezernierenden Epithels nicht überall dieselbe (vergl. Disselhorst: Die männlichen Geschlechtsorgane der Monotremen und einiger Marsupialen). Und schon bei diesen finden wir auch ein Homologon beim weiblichen Tier. Steigt man in dem Tierreiche herauf, so geht im allgemeinen auch bei den männlichen Tieren die Cowpersche Drüse in der Entwicklung zurück, und tritt meines Wissens niemals, wie bei den Beuteltieren in der Mehrzahl auf; ja sie wird rudimentär oder verschwindet gar bei mehreren Arten zu Gunsten der Entwicklung anderer Anhangsdrüsen der Genitalien vollständig.

Für die weiblichen Säuger haben wir für die Beurteilung des gleichen Verhaltens noch nicht genügende Unterlagen, da

ihre Geschlechtsorgane viel weniger darauf hin untersucht sind, als die der männlichen — hier liegt noch ein grosses und dankbares Feld der Arbeit. Die eigentümliche Erscheinung, dass gerade bei hoch entwickelten Tieren die Drüse nur rudimentär entwickelt, während sie bei andern ein verhältnismässig stark ausgebildetes, zu reichlicher Sekretion befähigtes Organ darstellt, ist schwer zu erklären. Vielleicht aus Eigentümlichkeiten der Kohabitation, hervorgerufen durch die verschiedenen Formen des Penis. Aber auch hier stösst man auf schwer zu deutende Erscheinungen. So wissen wir, dass beim Rind der Coitus rasch und fast ohne Friktion des sehr verschmächtigten Penis an den Wänden der Scheide vollzogen wird. Dennoch ist hier die Drüse stark entwickelt, und produziert ein reichliches Sekret. Im Gegensatz hierzu findet beim Pferde eine starke Friktion des errigierten Penis an den Vaginalwänden statt, und doch sind die Bartholinischen Drüsen rudimentär. Bei der Hündin würde zur Einführung des Penis in der Scheide ein Sekret nicht notwendig sein, da die Füllung des sogenannten Schwellknotens erst nach Einbringung der Rute erfolgt, und letzteres erleichtert wird durch das Vorhandensein eines Penisknochens. Und hier fehlt in der Tat eine Drüse.

Bisher zeigt die Reihe der Untersuchungen über die Vestibular-Drüse bei den Säugern noch zu grosse Lücken, um mit einiger Berechtigung sagen zu können, dass der Gebrauch oder Nichtgebrauch, oder die Bedeutung für die Kohabitation der Grund sei für die stärkere Entwicklung oder das Schwinden der Drüse bei den weiblichen Vertretern der verschiedenen Arten Bis dahin sollte man aber jede morphologische Präjudizierung der verschiedenen Drüsenformen vermeiden, und sie zusammenfassen unter der gemeinsamen Bezeichnung der Vestibulardrüsen.

Bevor ich diese Arbeit zum Abschluss bringe, ist es mir die angenehmste Pflicht, Herrn Prof. Disselhorst, der mir in liebenswürdigster Weise die Mittel des Instituts zur Verfügung stellte und mich in jeder Beziehung bei der Ausführung der Untersuchungen unterstützte, meinen aufrichtigsten Dank auch an dieser Stelle abzustatten Desgleichen schulde ich grössten Dank Herrn Prof. Schenk für die künstlerische Herstellung der Zeichnungen.

Literaturverzeichnis.

1. van Ackern, Fr.: Beiträge zur Entwicklung der weiblichen Sexualorgane des Menschen. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, 48 Bd., 1889.
2. Aeby: Anatomie des Menschen. Leipzig 1870.
3. Arloing, S. et Chauveau, A.: Traité d'anatomie comparée des animaux domestiques. Paris 1871.
4. Bartholinus, Caspar: I. De diaphragmatis structura nova. Parisiis 1676.

4a. Derselbe: II. De ovariis mulierum, et generationis historia epistola anatomica. Norimbergae 1679.

5. Baum, H. und Ellenberger, W.: Systematische und topographische Anatomie des Hundes, Berlin 1891.

5a. Dieselben: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. X. Aufl., Berlin 1903.

6. Beauverger, A.: Etudes des Cystes développés aux dépens des Glandes para-urethrales chez la Femme. Paris 1902.
7. Bergh, R.: Beitrag zur Kenntnis der Entzündung der Glandula vestibularis maior (Bartholini). Monatshefte für praktische Dermatologie, Bd. XXI, 1895.
8. Bilharz: Handbuch der topographischen Anatomie, 1871.
9. Bischoff, Th.: Vergleichende anatomische Untersuchungen der äusseren Geschlechts- und Begattungsorgane des Menschen und der Affen. Abt. d. kgl. bayr. Akademie der Wissenschaften, 1880.
10. Böhm, A. und v. Davidoff, M.: Lehrbuch der Histologie vom Menschen. Wiesbaden 1895.
11. Braus, H.: Über den feineren Bau der Glandula bulbo-urethralis des Menschen. Anat. Anzeiger, Bd. XVII, No. 20, 1900.
12. Broesicke, G.: Lehrbuch der normalen Anatomie des menschlichen Körpers. V. Aufl., Berlin 1897.
13. Chauveau, A. et Arloing: Traité d'anatomie comparée des animaux domestiques. Paris 1871.
14. Cuvier: Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Übersetzt von Meckel, 4. Bd., 1810.
15. v. Davidoff, M. und Böhm, A.: Lehrbuch der Histologie vom Menschen. Wiesbaden 1895.
16. Debierre: Developpement de la vessie, de la prostate et du canal de l'urétre. Thése. Paris 1883.
17. Disselhorst, Rudolf: Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Menschen. Wiesbaden 1897.

17a. Derselbe: Über Asymmetrien und Gewichtsunterschiede der Geschlechtsorgane. Physiologisches. 1898.

18. Dörner und Tandler: Zur Histologie des äusseren Genitals. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 54, Heft 4, 1899.
19. Eber, A.: Weibliche Genitalien bei Tieren. Lubarsch und Ostertag, Ergebnisse der allgem. Pathologie und patholog. Anatomie der Menschen und der Tiere. Jahrg. III, 1896.

20. Egli: Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane. Zürich 1876.
21. Ellenberger, W und Baum, H.: I. Systematische und topographische Anatomie des Hundes. Berlin 1891.
21a. Derselbe: II. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. X. Aufl., Berlin 1903.
22. Ellenberger-Günther: Histologie der Haussäugetiere. II. Aufl., Berlin 1901.
23. Flemming, W.: Über Bau und Einteilung der Drüsen. Archiv f. Anatomie und Entwicklungsgesch., Anat. Abt., Leipzig, 1888.
24. Franck, Ludwig: Kleine vergleichende Anatomie der Haustiere. Stuttgart 1883
25. Frey, Heinrich. Handbuch der Histologie und Histochemie des Menschen IV. Aufl., Leipzig 1874.
26. Friedmann, Franz: Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 52, 1898.
27. Galen: De usu partium. Lib. 14, Cap. 9.
28. Gegenbaur, Carl: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. II. Bd., Leipzig 1901.
29. Geigel, R.: Über Variabilität in der Entwicklung der Geschlechtsorgane beim Menschen. Verhandl. d. Würzb. phys. med. Ges., Neue Folge, Bd. XVII, 1883.
30. Gerber, Fr.: Handbuch der allgemeinen Anatomie des Menschen und der Säugetiere. II. Aufl, Bern, Chur, Leipzig, 1844
31. Gianuzzi, G.: Von den Folgen des beschleunigten Blutstrom für die Absonderung des Speichels. Bericht über die Verhandlungen d. kgl. sächs. Gesellsch d. Wissensch. zu Leipzig. Math.-Physische Kl., 16 Bd., 1862.
32. Gleisberg: Die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane, deren Bau, Verrichtungen und Krankheiten. Dresden 1886.
33. de Graaf: De mulierum organis generationi inservientibus. Leidae 1672.
34. Guérin, A.: Maladies des organes génitaux externes de la femme. 1864
35. Günther und Ellenberger, W.: Histiologie der Haussäugetiere. II. Aufl., Berlin 1901.
36. Gurlt, E. F.: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugetiere. IV. Aufl., Berlin 1860.
37. Haller: Icones uteri humani: in Iconum anat. Fasc. II. Gottingae 1745.
38. Hausmann, F. U.: Über Zeugung und Entstehung des wahren weiblichen Eies bei Säugetieren und Menschen. Hannover 1840.
39. Heiberg, J.: Om Bestaend af Sliimkjertlerne i Vulva. Christiania. I. 1842.
40. Henle: J.: Über die Cowperschen Drüsen. Göttinger gelehrte Anzeigen, No. 13, 1863
40a. Derselbe: Handbuch der Eingeweidelehre des Menschen. Braunschweig 1873.
41. v. Herff, Otto: Über Scheidendrüsen. Verh. d. 69. Vers. deutscher Naturforscher und Ärzte in Braunschweig 1897.
42. Hoffmann: Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Erlangen 1877.

43. Hörmann, J.: Zootomische Darstellung des Pferdes. Eingeweidelehre. Wien 1840.
44. Huber: De Vaginae, uteri structura rugosa, nec non de hymene Commentatio. Gottingae.
45. Huguier. Mém. sur les appareils sécréteurs des organes génitaux externes chez la femme et chez les animaux. Annal. des sciences naturelles. Série troisième, Zoolog., T. 13, 1848.
46. Hyrtl: Topographische Anatomie des Menschen. Wien 1865.
47. Klein, E: Die äusseren männlichen und weiblichen Genitalien samt drüsigen Anhängen. Strickers Lehre von den Geweben. I. 1871.
48. Kobelt, G. L.: Die männlichen und weiblichen Wollustorgane des Menschen und einiger Säugetiere. 1844.
49. Kölliker, A.: Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Zeitschr. f. wissenschaftliche Zoologie, Bd. 7, 1854.
50. Krause: Handbuch der menschlichen Anatomie. Hannover, I. 1876.
50a. Derselbe: Zur Histologie der Speicheldrüsen. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 45, 1895.
51. Kuljabko: Über den Bau der Bartholinischen Drüsen. Arbeiten der St. Petersburger Naturforscher-Gesellschaft. Sektion f. Zoologie und Physiologie, Bd. 20, Heft I. Referat: Jahresbericht über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie. Von L. Hermann und G Schwalbe. Bd. XVIII, Leipzig 1890.
52. v. Kupffer: Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtssystems. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 2, 1866.
53. Lang, Bartholinische Drüsen mit doppelten Ausführungsgängen. Med. Jahresbericht. N. F., 1887.
53a. Derselbe: Der venerische Katarrh. 1893.
54. Langerhans, P.: Über die accessorischen Drüsen der Geschlechtsorgane. Virchows Archiv, Bd. 61, 1874.
55. Leisering, A. G. T. und Mueller, C.: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugetiere. V. Aufl., Berlin 1873.
56. Leuckart, R.: Zur Anatomie und Morphologie der Geschlechtsorgane. Göttingen 1847.
57. Leydig, F.: Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M. 1847.
57a. Derselbe: Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane und Analdrüsen der Säugetiere. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. 2, 1850.
58. Leyh, Fr.: Handbuch der Anatomie der Haustiere, mit besonderer Berücksichtigung des Pferdes. Stuttgart 1850.
59. Luschka: Anatomie des Menschen. 1864.
60. Martin, P.: Cysten in der Scheide von Kühen. Berliner Tierärztliche Wochenschrift, 1890, No. 9.
61. Merkel, F.: Die Speichelröhren. Leipzig 1883.
62 Morgagni: Adversaria anatomica I. Bononiae 1701.
63. Mueller, Claus und Leysering, A. G. T.: Handbuch der vergleichenden Anatomie des Haussäugetiere. V. Aufl., Berlin 1873.
64. Müller, Franz: Lehrbuch der Anatomie der Haussäugetiere, mit besonderer Berücksichtigung des Pferdes. II. Aufl., Wien 1871.

65. Müller, Vitalis: Über die Entwicklungsgeschichte und feinere Anatomie der Bartholinischen und Cowperschen Drüsen des Menschen.
66. Nuhn: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Heidelberg 1878.
67. Owen, Rich.: Comparative Anatomy and Physiology of Vertebrates London 1868.
68 Oudemans, J Th.: Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Säugetiere Haarlem 1892.
69. Perrault: Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des animaux; in Mém de Paris depuis 1666—1699 T. 1, P. 3, p. 18, Pl. 2.
69a. Derselbe: H. T. 1, P. 1, p. 38.
70 Plazzoni: De partibus generationi inservientibus. Patavii 1621.
71. Rauber, A.: Lehrbuch der Anatomie des Menschen. V. Aufl., Leipzig 1897.
72. Röder: Cystoide Degeneration des Ausführungsganges der Bartholinischen Drüsen bei Kühen. Sächs. Bericht, 1890.
72a. Derselbe: Über die Gartnerschen Gänge beim Rinde. Archiv f. wissenschaftliche und praktische Tierheilkunde, 29. Bd., 1898.
73 Rolfinck: Ordo et Methodus gererationi dicatarum partium, per anatomen cognoscendi fabricam. Jenae 1664.
74 Rüdinger: Topographisch-chirurgische Anatomie des Menschen. IV. Abt, Stuttgart 1878.
75. Sänger: Die Tripperansteckung beim weiblichen Geschlecht. 1889.
76 Schaap, P. C. D.: Die Glandulae genitales accessoriae des Kaninchens im normalen Zustande und ihre Veränderungen nach Kastration und nach Resection der vasa deferentia. Onderzoekingen gedan in het Physiologisch Laberatorium der Utrechtsche Hoogeschool. Uitgegeven door C. A. Pekelharing en H. Zwaardemaker, B. I, Utrecht 1899.
77. Schneidemühl, G.: Vergleichend anatomische Untersuchungen über den feineren Bau der Cowperschen Drüse. Inaugural-Dissertation Erlangen 1883.
78. Schmaltz: Drüsen im Vestibulum vaginae der Hündin. Berliner Tierärztliche Wochenschrift. 1897.
79. De Sinéty: Histologie de la glande vulvo-vaginale. Gazette medicale de Paris, No. 35, 1880.
80. Spiegel: De humani corporis fabrica. Venetis 1627, Frankfurti 1633.
81. Steinach, E.: Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane, insbesondere der accessorischen Geschlechtsdrüsen. Archiv f. d. gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere, Bd 56, Bonn 1894.
82. Stilling, H.: Über die Cowperschen Drüsen. Virchows Archiv, Bd. 100, 1885.
83. Stöhr: Ph.: Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie des Menschen. VIII. Aufl., Jena 1898.
84. Schüler, M: Ein Beitrag zur Anatomie der weiblichen Harnröhre. Archiv f. path. Anat. und Physiolog. u. f. klinische Medizin (R. Virchow Bd. 94, Berlin 1883)
85. Swiecicki: Zur Entwicklung der Bartholinischen Drüse. In L. Gerlach Beiträge zur Morphologie und Morphogenie, I.

86. Tandler und Dörner: Zur Histologie des äusseren Genitals. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54, Heft 4, 1899.
87. Tiedemann, Fr.: Von Duverneyschen, Bartholinischen oder Cowperschen Drüsen des Weibes. Heidelberg und Leipzig 1840.
88. Toldt: Lehrbuch der Gewebelehre. Stuttgart 1877.
89. Tourneux: Sur le developpement et l'évolution du tubercule génital chez la foetus humain. Journ. de l'anatomie et la physiologie, 1889.
90. Trost: Drüsen mit doppelten Ausführungsgängen: Wien. med. Bl., IX., 17, 1888.
91. Vesal: De chinae radice, p. 124. De fabrica corp. hum., p. 668.
92. Wagner, Rudolf: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, 1834—35.
93. Walter, J. G.: Betrachtungen über die Geburtsteile des weiblichen Geschlechts. Berlin 1776.
94. Wasilieff: Über den histologischen Bau der in den äusseren Urogenitalorgane des Menschen und der Tiere vorkommenden Drüsen. Arbeiten aus dem Lab. d. med. Fak. d. Univ. Warschau, Heft 6, 1880. Ref.: Jahresb. über d. Fortschr. d. Anat. und Physiologie von Hermann nnd Schwalbe, Leipzig 1880, Bd. IX.
95. Weber, E. H.: Zusätze zur Lehre vom Baue und den Verrichtungen der Geschlechtsorgane. Abh. d. Jablonowskyschen Gesellsch., Leipzig 1846.
96. Weber, Siegfried: Zur Entwicklungsgeschichte des uropoëtischen Apparates bei Säugern. Morphol. Arb. v. Schwalbe, Bd. VII, Heft 3.
97. Wiedersheim: Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 1893.
98. Zürn, Fr. A.: Anatomie und Physiologie der landwirtschaftlichen Haussäugetiere. Leipzig 1864.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XX.

Fig. 1. Querschnitt durch die Bartholinische Drüse des Rindes
- *DrT* = Drüsentubuli.
- *SR* = Sekretröhre.
- *IB* = Interstitielles Bindegewebe.

Fig. 2. Embryonale Bartholinische Drüse des Kalbes. Sagittalschnitt.
- *VE* = Vestibularepithel.
- *DA* = Drüsenausführungsgang.
- *BG* = Blutgefässe.
- *IG* = Interstitialgerüst.
- *DrT* = Drüsentubuli.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch die Glandula vestibularis Bartholini des Schafes
- *VE* = Vestibularepithel.
- *DrE* = Drüsenepithel.
- *Sr* = Sekret.
- *BGb* = Bindegewebe.
- *BG* = Blutgefässe.
- *LK* = Lymphkörperchen.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch die Glandula vestibularis Bartholini des Schafes.

DrA = Epithel des Drüsenausführungsganges; dieser ist tangential getroffen.
SchLT = Schaltstück.
DrE = Drüsenepithel quergetroffen.
PrL = Primärläppchen.
IG = Interstitialgerüst.

Fig. 5. Sagittalschnitt der embryonalen Glandula vestibularis maioris des Pferdes.

VE = Vestibularepithel.
DrA = Drüsenausführungsgang.
DrK = Drüsenknospen.
BG = Bindegewebsgerüst.

Fig. 6. Querschnitt durch die embryonale Drüsenanlage des weiblichen Pferdes.

DrK = Drüsenknospen.
DrT = Drüsentubuli mit
Sr = Sekret.
BG = Kernreiches Bindegewebsgerüst.

Fig. 7. Querschnitt durch die Glandula vestibularis maioris des Pferdes.

DrG = Drüsengang.
DrT = Drüsentubnli.
BG = Bindegewebsgerüst.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch die Glandula vestibularis des Schweines.

DrA = Drüsenausführungsgang.
VE = Vestibularepithel.
DrT = Drüsentubuli.
BG = Blutgefässe.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch die Glandula vestibularis Bartholini der Katze.

VE = Vestibularepithel.
DrA = Drüsenausführungsgang in seiner Länge begleitet von Drüsenendschläuchen.
DrT = Drüsentubuli.
M = Quergestreifte Muskulatur.

Fig. 10. Querschnitt durch das Drüsenparenchym der Glandula vestibularis der Katze.

DrT = Drüsentubulus.
IG = Interstitialgerüst in reichlicher Menge jeden Tubulus umziehend.
Sr = Sekret.

Über die Blutgefässe der menschlichen Magenschleimhaut, besonders über die Arterien derselben.

Von
Professor Dr. **Disse** in Marburg.

Hierzu Tafel XXI.

In den bisher gegebenen Beschreibungen des Gefässverlaufs in der Magenschleimhaut sind durchweg die Venen eingehender behandelt als die Arterien. Allgemein wird angegeben, dass die arteriellen Äste, die die Schleimhaut versorgen, fein sind, aus einem in der Submukosa gelegenen arteriellen Geflecht entspringen und sofort nach ihrem Eintritt in die Schleimhaut, dem Grunde der Drüsen entsprechend, sich in ein Netz sehr feiner Kapillaren auflösen. Die Kapillaren umspinnen die Drüsen unter Bildung engmaschiger Netze; sie werden in der Nähe der Magengrübchen, also nahe der freien Oberfläche der Schleimhaut, etwas weiter, und entleeren ihr Blut in ein Netzwerk feiner Venen, das dicht unterhalb des Epithels gelegen ist. Demnach wäre für die Magenschleimhaut charakteristisch, dass die Arterienzweige nur in der Tiefe, nahe der Muscularis mucosae sich vorfinden, die Venenanfänge dagegen subepithelial gelegen sind, und dass in der Drüsenschichte nur Kapillaren angetroffen werden.

Ferner zeigen die Venen ein besonderes Verhalten. Schon J. Gerlach (1) und Frey (2), welche die ersten genauen Schilderungen vom Verhalten der Gefässe des Magens veröffentlicht haben, betonen, dass die oberflächlichen Venen Netze bilden, von denen die Magengrübchen umgeben werden. Während eine Injektion von den Arterien aus zuerst die Blutgefässe in der Tiefe der Schleimhaut anfüllt, bewirken Injektionen von einer Vene aus sofort Füllung eines ganz oberflächlich liegenden Venengeflechts (Frey). Dieses Netz entleert sich durch eine grosse Zahl feiner venöser Stämme, welche, gleichweit von einander entfernt, die Schleimhaut geradlinig durchsetzen; jedes Stämmchen entsteht durch Zusammenfluss von 2—3 kleinen Zweigen, die aus dem oberflächlichen Venennetz herkommen, und es ergiesst sich in ein „weitmaschiges, unregelmässiges Venennetz". Dieses ist noch innerhalb der Mukosa gelegen, breitet sich auf der Muscularis mucosae aus, und wird als das Geflecht der „Basalvenen" bezeichnet (Frey).

Die senkrechten Venenstämmchen der Schleimhaut stehen nicht untereinander in Verbindung, sie bekommen keinerlei Zuflüsse aus den Kapillaren, sondern sie verbinden zwei Venengeflechte miteinander, die an den Grenzflächen der Mukosa sich ausbreiten

Die Arterien der Schleimhaut stammen nach Frey aus submukösen, baumförmig zerfallenden Zweigen her, sind sehr fein (0,04 mm) und teilen sich schon „in der Nachbarschaft der Mukosa" in Zweige von 0,025 mm Durchmesser, die sich alsbald in Kapillaren auflösen.

Dieses doppelte venöse Netz in der Magenschleimhaut hat auch Toldt (3) beschrieben. Das oberflächliche Netz liegt dicht unter dem Epithel, das tiefe „zwischen Muscularis mucosae und Drüsenschicht"; von den Arterien gibt er nur an, dass die in die Schleimhaut gelangenden Zweige sehr fein sind.

Nur Kölliker (4) ist über die Lage des tiefen venösen Geflechts anderer Ansicht, als Frey und Toldt, er findet dasselbe in der Submukosa, also unterhalb der Muscularis mucosae. Die Arterien „zerteilen sich im submukösen Bindegewebe so, dass sie nur mit feineren Ästen zur Schleimhaut gelangen, in der sie, allmählich zu Kapillaren sich verfeinernd, in grosser Zahl senkrecht zwischen den Drüsen aufsteigen". Die Verästlung der zur Magenschleimhaut ziehenden Arterien gleicht ganz derjenigen, die in der Schleimhaut des Dickdarms gefunden wird; die gegebene Abbildung (4, Fig. 279, S. 404) zeigt mehrere feine Stämmchen, die nicht miteinander in Verbindung stehen, und in je zwei oder drei Äste sich teilen, deren jeder für sich in Kapillaren übergeht.

Von den neueren Untersuchern stimmt Testut (5) mit Kölliker darin überein, dass das tiefe Venengeflecht in der Submukosa sich befinde; dieselbe Angabe findet sich bei Merkel (6, Bd. II, S. 531), v. Ebner (7) hingegen gibt in der 6. Auflage der Gewebelehre von Kölliker eine Abbildung der injizierten Magenschleimhaut vom Kaninchen, die beide Venengeflechte innerhalb der Schleimhaut gelegen zeigt, und beschreibt im Text einen tiefen venösen Plexus der Mukosa. Für den Magen des Hundes bestätigt Mall (8) gleichfalls das Vorkommen von zwei venösen Geflechten innerhalb der Mukosa; er beschreibt auch das Verhalten der Arterienzweige genauer. Zur Schleim-

haut gelangen nur feine Äste; jeder von ihnen zerfällt „sternförmig“ in eine Anzahl feiner Zweige, die horizontal verlaufen, „keinen Plexus bilden“, also nicht miteinander anastomosieren, und sich alsbald in Kapillaren auflösen.

Diese Hinweise auf ältere und neuere Untersuchungen enthalten dasjenige, was an positiven Angaben über die Blutgefässe der Magenschleimhaut vorliegt: während die Venen von denjenigen Forschern richtig beschrieben sind, die einen doppelten Plexus innerhalb der Mukosa schildern, ist das charakteristische Verhalten der Arterien dieses Organs den Untersuchern bisher entgangen. Das liegt meines Erachtens einmal daran, dass den Beschreibungen möglichst vollständig injizierte Präparate zugrunde gelegt wurden, ferner an dem Umstande, dass hauptsächlich feine Durchschnitte zur Untersuchung dienten. Wenn aber die Kapillaren und die Venen der Schleimhaut gefüllt sind, ist es fast unmöglich das Verhalten der arteriellen Zweige klar zu erkennen; es wird durch das ausserordentlich dichte Gefässnetz verdeckt. Ein Durchschnitt zeigt umsoweniger von dem eigenartigen Verhalten der Arterien, je dünner er ist; es sind Flächenansichten erforderlich, die den Verlauf der Arterien zu übersehen erlauben. Am besten ist es Schleimhautpartien zur Untersuchung zu verwenden, die von den Arterien aus unvollständig injiziert sind, so dass die Injektionsmasse nur bis zu den Kapillaren reicht, aber das Kapillarnetz selbst nicht anfüllt; man zieht die Schleimhaut im ganzen ab, entwässert, hellt auf und montiert sie in Balsam so, dass sie von der oberen und von der unteren Fläche her betrachtet werden kann. Man übersieht die Arterienverzweigung innerhalb der Schleimhaut sehr gut; die Beurteilung der Lage der einzelnen Zweige zu einander wird durch Benutzung der neuerdings von Zeiss angefertigten binokularen Mikroskope ausserordentlich erleichtert. Man kann Einzelheiten noch durch Anfertigen von Serien dicker Flächenschnitte, sowie dicker Durchschnitte aufklären; die modernen dünnen Schnitte sind aber ganz ungeeignet.

Ich habe den Gefässverlauf ausschliesslich am menschlichen Magen untersucht und vorwiegend die Mägen Erwachsener benutzt. Die Arterienverzweigung wurde an einer Reihe von Exemplaren durch Corrosion dargestellt; eine Anzahl von Mägen wurde mit Karminleim injiziert und Sorge getragen, dass die Injektion

rechtzeitig unterbrochen wurde. Ich will in dem Nachfolgenden hauptsächlich die Resultate der Injektion besprechen.

Meine Untersuchungen haben ergeben, dass die Arterienzweige, die in die Schleimhaut des Magens eintreten, sämtlich Endarterien sind, die nur durch Vermittlung des Kapillarnetzes miteinander in Verbindung stehen: Dass ferner der Übergang der Arterienzweige in Kapillaren überall innerhalb der Schleimhaut erfolgt, und sich durchaus nicht auf die tiefste Schichte beschränkt: Dass endlich im Verlauf und in der Verästlungsweise der Schleimhautarterien durchweg Besonderheiten vorkommen, die wohl am richtigsten als Einrichtungen für die Regulierung des Blutzuflusses aufgefasst werden.

Die Angabe der Autoren, dass nur feine Äste in die Schleimhaut des Magens eintreten, kann ich nur bestätigen. Sämtliche, für die Schleimhaut bestimmten Zweige kommen aus einem engmaschigen, in der Submukosa befindlichen Geflecht her, das durch Anastomosen feiner arterieller Äste gebildet wird. Alle Arterien, die zur Magenwand gelangen, senden ihre Äste in dieses submuköse Geflecht hinein. Die feinsten Äste desselben die zugleich der Schleimhaut am nächsten liegen, besitzen einen Durchmesser von etwa 0,1 mm; erst von ihnen gehen die für die Schleimhaut bestimmten Zweige ab.

Die Schleimhautarterien sind 0,07 bis 0,05 mm dick, so dass sie noch mit freiem Auge sichtbar sind. Sie treten nicht direkt in die Schleimhaut ein, sondern verlaufen, dicht an der äusseren Fläche der Muscularis mucosae anliegend, eine Strecke weit horizontal, und sind besonders bei leerem Magen geschlängelt. Ihre Ursprünge liegen in gleichen Abständen, nahe beisammen (Fig. 4), die Strecke, die jede Arterie bis zum Eintritt in die Mukosa durchläuft, ist 1—3 mm lang.

Das Eindringen der Arterien in die Schleimhaut geschieht in den meisten Fällen unter Bildung einer Spirale (Fig. 2 a, Fig. 4 a und b, Fig. 5). Die Spirale liegt unmittelbar auf der Muscularis mucosae auf, die Ebene, in der sie gewunden ist, liegt parallel der Oberfläche der Schleimhaut, steht auch wohl schräg zu ihr, sodass die Spiralbildungen nur bei Flächenansichten gut hervortreten.

Jede Arterie teilt sich in der Regel dreimal, sodass wir Äste 1., 2. und 3. Ordnung unterscheiden können; aus den Ästen

3. Ordnung gehen die vorkapillaren Arterien hervor. Die Art, wie die Arterie in ihre Äste zerfällt ist verschieden; auch die Zahl der Äste 1. Ordnung ist wechselnd. Während vielfach die Teilungen je zwei Äste liefern, kommt es auch vor, dass aus dem Stamm drei Äste 1. Ordnung entspringen, deren jeder sich dichotomisch weiter verästelt (Fig. 1). Es dürfte sich empfehlen, an der Hand einer Reihe von Teilungsbildern das Charakteristische im Verhalten der Schleimhautarterien vorzuführen.

A. (Fig. 1.) Der Arterienstamm zerfällt dicht oberhalb der Muscularis mucosae in drei Zweige 1. Ordnung, die von der Teilungsstelle aus horizontal verlaufend, radienartig divergieren. Sie verbreiten sich dabei mit ihren Zweigen über eine relativ grosse Fläche, deren Durchmesser 2,5 mm beträgt; nach kurzem Verlauf teilt sich jeder Ast in zwei Zweige 2. Ordnung, deren jeder zwei Äste 3. Ordnung liefert. Aus jedem Zweige 3. Ordnung geht einer Reihe feinster Arterien zu den Kapillaren (Fig. 1 c.) Die Äste, welche aus dem einfachen Stamm hervorgehen, verlaufen völlig selbständig, und anastomosieren nicht miteinander. Während die gröberen Zweige näher der Muscularis mucosa liegen, nähern sich die feineren in ihrem Verlauf immer mehr dem Epithel, und die Äste 3. Ordnung können die Mitte der Schleimhaut erreichen. Die Arterie versorgt mit ihren sämtlichen Zweigen ein annähernd zylindrisch geformtes Stück der Schleimhaut, dessen Durchmesser 2,5 mm beträgt, wie erwähnt wurde.

B. (Fig. 2.) An diesen Fall einer einfachen Verästlung, der aber selten ist, schliessen sich Befunde an, bei denen die Äste 1. und 2. Ordnung ausgesprochen geschlängelt verlaufen, auch spiralige Windungen beschreiben, und dabei der freien Oberfläche der Schleimhaut näher kommen. Der Arterienstamm gibt, bevor er sich teilt, einen schwächeren Ast ab (Fig. 2 x). Die erste Teilung liefert zwei Äste, deren jeder eine Spirale beschreibt. Bei dem einen Ast (Fig. 2 a) wird die Spirale von dem Mittelstück gebildet, und liegt gleichweit von dem Ursprunge, sowie von der Teilungsstelle, des betreffenden Astes ab; bei dem anderen Ast 1. Ordnung liegt die Spirale am peripheren Ende (Fig. 2 b) sodass die beiden Äste 2. Ordnung aus der Spirale entspringen und diese noch fortsetzen. Die Spirale, die in Figur 2 einfach ist, kann auch komplizierter sein, indem sich ein schleifenförmiges Stück an das spiralig gewundene anschliesst (Fig. 3 a):

vermöge der Windungen entfernt sich der Arterienast von der Muscularis mucosae und steigt nach dem Epithel hin auf. Im Flächenbilde erscheint die gewundene Partie des Rohres wie ein Knäuel, der von einem Teilungsast 1. Ordnung gebildet wird, er kann hinreichend nur mit Hülfe des binocularen Mikroskops aufgelöst werden. Da der andere Teilungsast 1. Ordnung dicht an dem Knäuel vorbeizieht, scheint er sich an der Knäuelbildung zu beteiligen.

Da die Achse, um welche die Windungen herumgelegt sind, schräg gegen die Ebene der Schleimhaut gestellt ist, so werden bei Dehnung der Magenwand die Windungen auseinandergezogen, zum Teil auch ganz ausgeglichen werden Die stark gewundenen Zweige müssen eine mehr geradlinige Richtung bekommen.

C. (Fig. 4, 5, 6). Häufig ist folgendes Verhalten: der Arterienstamm beschreibt nach Durchbohrung der Muscularis mucosae eine Spirale, in deren Bereich die erste und die zweite Teilung fallen; dadurch entstehen Arterienknäuel, die an Nierenglomeruli erinnern können. Wenn auch die dritte Teilung in den Knäuel fällt, und ihre Äste an der Knäuelbildung sich beteiligen, entstehen schwer zu entwirrende, enge Geflechte, von kugliger Begrenzung, von denen aus feinste Arterienzweige nach allen Seiten sich verbreiten.

Die Formen derartiger arterieller Knäuel sind äusserst mannigfaltig; wir können nicht versuchen, unsere sämtlichen Befunde durch Abbildungen wiederzugeben, sondern müssen uns darauf beschränken, an einzelnen ausgesuchten Beispielen das Wesentliche dieser Knäuelbildungen hervorzuheben; es besteht darin, dass die Teilungsäste 1. und 2. Ordnung ganz kurz sind, in die arterielle Spirale des Stammes fallen und diese fortsetzen.

1. (Fig. 4a und b). Aus einer kleinen Arterie des submukösen Plexus kommen zwei für die Schleimhaut bestimmte Endarterien, die einander parallel ziehen, leicht geschlängelt verlaufen und zuerst auf eine Strecke von 2 mm ausserhalb der Muscularis mucosae gelegen sind, dann diese Schichte durchbohren und unmittelbar oberhalb derselben je einen Knäuel bilden. In Fig. 4a entsteht der Knäuel dadurch, dass der Stamm nach einer Schraubenwindung in zwei gleich starke Äste zerfällt (Fig. 4a, 1); der eine davon läuft geradlinig weiter, der

andere beschreibt $^4/_5$ eines Kreises, um nach einer nochmaligen Schraubenwindung gleichfalls in die gerade Richtung überzugehen. Bei 2 gibt dieser Ast einen ihm an Kaliber gleichen Zweig ab, der spiralig gewunden in das Innere des Kreises tritt und hier in zwei Äste zerfällt.

In Fig. 4b hat der Knäuel eine abweichende Form. Der Stamm der Arterie bildet eine Spirale, an deren Ende die erste Teilung erfolgt (Fig. 4b, 1). Einer von den beiden Zweigen verläuft in der Richtung des Stammes weiter und teilt sich nach ganz kurzem Verlauf wieder in zwei Zweige (Fig. 4b, 2) welche, spitzwinklig auseinander weichend, den Stamm umfassen. Jeder von beiden teilt sich alsbald wieder in zwei Zweige (Fig. 4b, 3) und je einer dieser Äste 3. Ordnung tritt in den Knäuel ein; aus dem Knäuel gehen dann die vorkapillaren Arterien heraus. Es liegen in beiden Knäueln die Arterien 2. und 3. Ordnung näher dem Epithel, als der Stamm selbst: die Knäuel haben annähernd Kugelform, und es mussten die Äste unter stetem Wechsel der Einstellung verfolgt werden, um die Knäuel aufzulösen. Auf einem Durchschnitt hätte man von diesen Bildungen nichts wahrgenommen.

2. Einfacher ist die Knäuelform, die Fig. 5 zeigt. Nach dem Durchtritt durch die Muscularis mucosae beschreibt der Arterienstamm eine Schleife (Fig. 5a) an die sich ein halbkreisförmig verlaufender Arterienabschnitt anschliesst. Dieser gibt bei 1 einen Ast ab, welcher in den Halbkreis eintritt, eine kurze Schleife bildet und bald darauf in zwei Zweige zerfällt: bei 2, am Ende des Bogens teilt sich die Arterie nochmals, und liefert zwei Äste, deren jeder sich nach kurzem Verlauf teilt. Diese beiden Zweige 2. Ordnung laufen, die Krümmung des Stammes fortsetzend, auf den Hauptstamm zu (Fig. 5, 3), und zerfallen in seiner unmittelbaren Nähe in die vorkapillaren Äste. Im Flächenbild entsteht auf diese Weise ein Gefässknäuel, an dem sich auch noch ein schwacher Zweig beteiligt, der bei b aus dem Hauptstamm entspringt.

3. Einen sehr gut entwickelten Knäuel gibt Fig. 6 wieder; sie ist insofern schematisiert, als die Windungen der Gefässe etwas in der Zeichnung auseinandergezogen sind, um den Verlauf der einzelnen Äste darstellen zu können. Der Hauptstamm der Arterie bildet ein Stück eines Kreisbogens; er gibt bei 1 einen

Ast 1. Ordnung ab, der rückläufig wird, während der andere Ast 1. Ordnung, den Stamm fortsetzend, sich alsbald in zwei Äste teilt (Fig. 6, 2).

Daraus entstehen zwei spitzwinklig auseinanderweichende, wellig gebogene Zweige 2. Ordnung; der eine läuft ungeteilt in der Fortsetzung des Stammes weiter, der andere teilt sich (Fig. 6, 3). Die beiden Zweige 3. Ordnung fassen den einen Ast 2. Ordnung zwischen sich, und ziehen dann in der Richtung nach dem Epithel zu weiter; der eine von ihnen tritt aus dem Knäuel heraus, der andere aber durchsetzt, schleifenförmig umbiegend, den Knäuel, und zerfällt zwischen dem Knäuel und dem Epithel in seine Endäste.

Ausser derartigen Knäuelbildungen findet man auch noch Achtertouren, die vom Arterienstamm und den Ästen 1. Ordnung gebildet werden (Fig. 7). Die Acht, deren Bildung durch die Figur klar erläutert wird, liegt innerhalb der Schleimhaut auf der Muscularis mucosae; die Teilungsäste 1. Ordnung, welche den Arterienstamm zwischen sich fassen, verlaufen stark geschlängelt, bilden kurze spiralige Schleifen, und senden die Äste 2. Ordnung in horizontaler Richtung divergierend aus.

Die Zahl der Endarterien, die für die Schleimhaut bestimmt sind, ist zwar sehr gross, kann aber annähernd bestimmt werden. Zahlreiche Messungen haben mir ergeben, dass der Durchmesser des Verbreitungsgebietes einer Endarterie zwischen 1 mm und 2,5 mm beträgt; danach würde auf nahezu 4 qmm der Magenschleimhaut eine Arterie kommen, und auf den qcm ungefähr 25 Arterien zu rechnen sein. Die Arterienknäuel sind sehr zahlreich; wenn man sie auch nicht an allen Arterien vorfindet, so kommen doch auf jeden qcm der Magenschleimhaut einige Knäuel. Der Durchmesser eines Knäuels schwankt zwischen 0,25 und 0,40 mm, sodass er mit freiem Auge wahrnehmbar ist.

Die Endarterien haben einen Durchmesser von 0,07 bis 0,05 mm; die Äste 1. Ordnung messen 0,045 bis 0,036 mm, die Äste 2. Ordnung 0,032 bis 0,024 mm, die 3. Ordnung sind 0,022 bis 0,018 mm dick. Aus den etwas feineren Vorkapillaren gehen die 0,009 bis 0,007 mm messenden Kapillaren hervor. Alle diese Masse sind an den injizierten Gefässen genommen.

Auf eine Eigentümlichkeit im Bau der Wandung dieser Schleimhautarterien möchte ich noch hinweisen; es ist das Verhalten der Muskulatur.

Schon die feineren Äste des submukösen Plexus, aus denen die Schleimhautarterien entspringen, besitzen ausser einer kräftigen Ringmuskelschicht, die in der Media gelegen ist, eine doppelte Lage von Längsmuskeln. Eine äussere Längsmuskelschicht, aus 2—3 Zellschichten bestehend, liegt in der Adventitia; eine innere Längsmuskelschicht, die durch eine einfache Lage von glatten Muskelzellen gebildet wird, liegt in der Intima des Arterienrohres.

Die zur Schleimhaut des Magens ziehenden Arterienzweige behalten, ausser der Ringfaserschichte, nur die innere Schichte der Längsmuskeln. Diese stellt eine zusammenhängende, überall gleichmässig entwickelte Lage dar, einen muskulösen Hohlzylinder, der unmittelbar unter dem Endothel gelegen ist. Diese Lage von inneren Längsmuskeln kommt auch den Ästen der Schleimhautarterien zu; man findet sie z. B. an Zweigen von 0,054, 0,027, 0,019, 0,013 mm Durchmesser, und kann sie durch Doppelfärbung mit Haemalaun-Eosin gut zur Anschauung bringen.

Die Längsmuskulatur besitzt lange, spindelförmige Kerne, die an längsgetroffenen Arterien sehr deutlich zu sehen sind; war die Arterie injiziert, so scheinen diese spindelförmigen Kerne auf der Injektionsmasse aufzuliegen. Besonders gut ist die Längsmuskelschicht an den Teilungsstellen der Arterien zu erkennen; die Muskelfasern gehen vom Stamm aus in die Teilungsäste hinein. Ihre Richtung ist meist genau parallel der Achse des Gefässes; wenigstens konnte ich nur bei starker Schlängelung des Arterienrohres Andeutungen eines spiraligen Verlaufs der Längsmuskelzellen wahrnehmen.

An den feinsten Arterienästen, vom Durchmesser von 0,02 mm und weniger, wird die Zahl der Muskelzellen in der Gefässwand geringer; sie stehen viel weniger dicht, und es erscheint die Ringfaserschicht sowohl als die Längsfaserschicht durchbrochen; statt zusammenhängender Schichten sind nur noch einzelne Muskelzellen vorhanden. Es werden beide Schichten gleichmässig reduziert, und die vorkapillaren Arterien, von ungefähr 0,012 mm Dicke, zeigen nur noch einzelne, bald quer, bald längsgestellte Muskelzellen.

Zwischen den Drüsen der Magenschleimhaut findet man vielfach feine Züge glatter Muskelzellen, die aus der Muscularis

Mucosae herkommen; sie verlaufen bald mit Arterienzweigen, bald unabhängig von ihnen. Wenn derartige Muskelzüge eine Arterie begleiten, so erhält man wohl den Eindruck, als habe das Gefäss eine Lage äusserer Längsmuskeln; man überzeugt sich aber unschwer davon, dass diese Längsmuskeln nicht der Gefässwand angehören, sondern der Propria, und dass sie die Schleimhaut in der Richtung des Dickendurchmessers durchsetzen.

Wenn Einrichtungen, wie die Spiralen, Achtertouren und Knäuel, die an den von Schleimhaut ausgekleideten Organen bisher nicht bekannt geworden sind, an den Arterien der Magenschleimhaut sehr zahlreich sich vorfinden, so ist schwer, anzunehmen, dass sie ganz ohne physiologische Bedeutung wären. Das Kapillargebiet der Magenschleimhaut erhält das Blut aus ausserordentlich vielen, feinen, von einander ganz unabhängigen Arterienästen, den Endarterien; an der Mehrzahl dieser Endarterien sind Spiralen oder Schleifen angebracht, von ihren Teilungsästen werden die Knäuel gebildet. Da nun eine jede Windung eines Gefässes der Widerstand gegen den Blutstrom verstärkt, und da den Widerstand um so grösser ist, je kleiner der Krümmungsradius, so müssen wir die Spiralen und Achtertouren der Endarterienstämme, und die Knäuelbildungen ihrer Äste als Einrichtungen ansehen, die in den zu den Kapillaren fliessenden Blutstrom bestimmte Widerstände einschalten. Die grosse Mehrzahl der Zuflussröhren enthält eine solche Schaltvorrichtung. Das so reich entwickelte Kapillarnetz der Magenschleimhaut enthält, so lange die Widerstände für den Blutzufluss wirken, eine geringere Blutmenge, als es aufnehmen könnte. Wir sehen auch an Tieren mit Magenfisteln, dass die Magenschleimhaut blass erscheint, wenn der Magen leer ist. Wird aber die Schleimhaut des leeren Magens durch Einbringen von Nahrung, oder auch nur mechanisch durch Berührung gereizt, so sehen wir, dass die gereizte Stelle augenblicklich sich rötet, während die Drüsen hier anfangen, Sekret austreten zu lassen.

Es beweist die starke lokale Füllung des Kapillarnetzes, dass die Widerstände für den Blutstrom an beliebiger Stelle beseitigt werden können; für gewöhnlich geschieht dieses während der Verdauung, im ganzen Bereich der Magenschleimhaut. Wie kommt nun eine physiologische Hyperaemie der Schleimhaut, eine

starke Füllung des Kapillarnetzes zustande? Es wirken wohl zwei Momente, nämlich die allseitige Dehnung der Magenwände durch Anfüllung des Magens, ferner Erweiterung der zuführenden Gefässe durch Nerveneinfluss. Die Dehnung der Magenwand erfolgt in zwei aufeinander senkrechten Richtungen: in der Richtung von der Cardia zum Pylorus hin, sowie von der grossen zur kleinen Curvatur. Die Windungen der Schleimhautarterien müssen bei dieser Dehnung entweder ausgeglichen werden, oder doch einen grösseren Radius bekommen; auch die Knäuel können sich dabei etwas lockern. Auf diese Weise werden mechanisch die Widerstände für den Blutstrom innerhalb der Endarterien und ihrer Äste vermindert: die Folge davon ist eine stärkere Füllung des Kapillarnetzes der Magenschleimhaut

Eine wichtige Rolle spielt aber auch die aktive Erweiterung der zuführenden Arterien. Es ist bekannt, dass auf Vagusreizung eine Hyperaemie der Magenschleimhaut beobachtet wird, während bei Reizung der nn. splanchnici eine Anaemie der Magenschleimhaut eintritt. Für die Erweiterung kann nur die Längsmuskulatur in Frage kommen; wenn diese sich zusammenzieht, während die Ringmuskulatur erschlafft, müssen die Arterien das an Weite gewinnen, was sie an Länge einbüssen. Es ist aber sehr schwierig, den direkten Beweis dafür zu liefern, dass sich die Längsmuskulatur einer Arterie isoliert kontrahieren kann; die Beobachtungen bei Vagusreizung geben nur den Beweis dafür, dass die Ringmuskulatur der Gefässe erschlafft, aber nicht auch dafür, dass die Längsmuskulatur sich zusammenzieht.

Jedenfalls dürfen wir daran festhalten, dass bei Anfüllung des Magens mechanische und nervöse Einflüsse auf die Schleimhautarterien zusammenwirken, um Widerstände für den Blutstrom zu vermindern, und eine starke Füllung der Kapillaren zu ermöglichen.

Die Drüsen der Magenschleimhaut bekommen, so lange sie sezernieren, eine ausreichende Menge von Blut. Wenn die Magenverdauung sich ihrem Ende nähert, und der Mageninhalt in den Darm entleert wird, nimmt die Dehnung der Schleimhaut ab; die Krümmungen der Endarterien treten wieder auf, die Spiralen und die Knäuel werden enger, damit nehmen die Widerstände für den Blutstrom zu, und der Blutgehalt der Kapillaren wird geringer. Wenn der Magen leer geworden ist, finden wir die Schleim-

haut wieder blass und blutarm. Sie ist eben nur blutreich, wenn dieses nötig ist, wenn die Drüsen sezernieren müssen. Erwägen wir, dass die Magenschleimhaut ihr Blut aus einem dichten submukösen Plexus erhält, der von grossen Arterien gespeist wird, so wird das Bestehen regulierender Vorrichtungen für den Blutzufluss an den Schleimhautarterien verständlich. Es scheint, dass der Nerveneinfluss auf die Spannung der Arterienwand und die Weite des Arterienrohrs für sich allein nicht ausreicht, um den Blutzufluss zur ruhenden Schleimhaut zu beschränken, und dass besondere Widerstandsvorrichtungen nötig werden, die in Form eigenartiger Verästelungs- und Verlaufsweise der Schleimhautarterien auftreten.

Diese Widerstandsvorrichtungen funktionieren fortwährend, ohne dass dafür ein Aufwand von Muskelkraft erforderlich wäre; nur um sie zu beseitigen, ist Arbeit erforderlich. In diesem Verhalten liegt ein grosser Unterschied gegenüber den Verschlussvorrichtungen bei den Arterien des Nabelstranges, ferner des Ovariums, des Uterus und der Vagina, wie sie neuerdings durch Bucura (9) beschrieben worden sind; hier werden durch Kontraktion längslaufender Muskelfaserzüge Vorsprünge der Arterienwand in das Lumen hinein gebildet, die das Rohr stark verengern, auch völlig verschliessen können. Der Verschluss tritt nur auf Reiz ein, und die Hemmung oder auch Beschränkung des Blutstromes ist eine vorübergehende; sie lässt nach, wenn die Muskelbündel erschlaffen. Hingegen findet sich eine gewisse Analogie zu dem Mechanismus der Regulierung des Blutzuflusses zur Magenschleimhaut in denjenigen Einrichtungen, die an einer Anzahl von Arterien des cavernösen Gewebes durch Johannes Müller (10) entdeckt worden sind. Es handelt sich dort um einen Mechanismus, der die Erektion bewirkt, durch rasche Anfüllung beträchtlicher venöser Hohlräume in Folge einer plötzlich einsetzenden Steigerung der zuströmenden Blutmenge, bei gleichbleibendem, oder vielleicht auch behindertem Blutabfluss. Die Steigerung der Blutzufuhr geschieht dadurch, dass eine grosse Anzahl feiner Arterienzweige, die nicht in Kapillaren übergehen und wie blind geschlossene Anhänge der zuführenden Arterienäste erscheinen, durchgängig werden und ihren Inhalt direkt in die cavernösen Räume einströmen lassen. Diese Arterien, welche J. Müller ihres gebogenen Verlaufs wegen als „Rankenarterien“

(art. helicinae) benannt hat, sind „ganz kurze, 2,5 mm lange, $^1/_5$ mm dicke Zweige, welche von den grösseren wie von den kleineren Aesten der art. profunda penis . . . . meist unter rechtem Winkel abgehen, in die Höhlungen der spongiösen Substanz hineinragen und entweder stumpf endigen oder etwas keulenförmig anschwellen“. Diese Zweige stehen oft einzeln, ein andermal in Gruppen; oft ist ein Stämmchen da, das sich in 3—10 Äste teilt, die sämtlich nahe beieinander entspringen, gebogen verlaufen, und dann kleine Knäuel bilden, die in den Abbildungen (l. c. Tafel III, Fig. 2, 3) sehr deutlich hervortreten

Der stark gewundene Verlauf dieser Arterien muss dem Blutstrom für gewöhnlich einen hohen Widerstand entgegensetzen: das Lumen ist enge, weil die Wand sehr stark ist Besonders findet sich, wie Henle (11) und Eckhard (12) betonen, nach aussen von der Ringfaserschicht eine starke Lage von Längsmuskeln, die bis zum Ende der Arterienzweige zu verfolgen ist. Auf dem anscheinend blinden Ende der Zweige der „Rankenarterien“ befindet sich, nach den Beobachtungen von Eckhard, eine feine Öffnung; sie vermittelt die Verbindung zwischen den Arterien und den cavernösen Räumen Damit das Blut sich aus den Rankenarterien frei in die cavernösen Räume ergiessen kann, bedarf es einer Ausgleichung der Krümmungen, und besonders einer Erweiterung der Kommunikationsöffnung; beides geschieht durch Kontraktion der Längsmuskulatur der Arterienzweige.

Auch bei diesen Arterien ist der Widerstand gegen das Durchströmen einer grösseren Blutmenge durch die Verlaufsweise, und die Kleinheit der endständigen Öffnung bedingt: es bedarf einer Muskelaktion um vorübergehend den Widerstand auszuschalten.

Da das Verhalten der Venen innerhalb der Magenschleimhaut schon von Frey (2) im Wesentlichen richtig geschildert worden ist, und da seine Darstellung schon früher wiedergegeben wurde, so soll hier nur noch ein Punkt besprochen werden, der der Erörterung bedarf. Es handelt sich um die beiden Venennetze der Schleimhaut, das oberflächliche und das tiefe. Das oberflächliche Venennetz bildet sich aus einem Geflecht weiter Kapillaren hervor, die das Blut aus den engen Kapillaren um die Drüsen herum empfangen, und die Drüsenmündungen, sowie die Magengrübchen umgeben. Sie erscheinen

wie Ringe, die mehrfach übereinanderliegend, die Magengrübchen umfassen. Die einzelnen Ringe, die zu je einem Magengrübchen gehören, sind durch zahlreiche kurze Anastomosen verbunden, und hängen mit den Ringen um die benachbarten Magengrübchen herum vielfach zusammen. Dadurch entsteht ein dichtes Gefässnetz in den obersten Schichten der Schleimhaut, in dem sich das Blut ansammelt, das die engen, für die Drüsen bestimmten Kapillaren passiert hat.

Dieses Geflecht hängt mit einem einfachen Netz grösserer Venen zusammen, die dicht unter dem Epithel gelegen sind; es sitzt das Epithel, besonders bei Neugeborenen, oft der Venenwand unmittelbar auf; ist an anderen Stellen nur durch wenig Bindegewebe vom Epithel getrennt. Jedenfalls befinden sich Lösungen oder auch feste Partikel, die das Epithel durchsetzt haben, z. B. Bakterien, in unmittelbarer Nähe der dünnwandigen Venen, und können von diesen aufgenommen werden. Auch ist durch diese Lage der weitesten Venen ein Austausch von Gasen zwischen dem Blut und dem Inhalt des Magens ermöglicht. Zwischen das Kapillargebiet der Magenschleimhaut einerseits, das Oberflächenepithel andererseits ist ein engmaschiges Venengeflecht eingeschoben, dessen Gesamtdicke ungefähr der Tiefe der Magengrübchen gleich ist.

Beim Menschen ergiessen sich die Venenstämme, die das oberflächliche Venennetz zu entleeren bestimmt sind, und die in geringen Abständen voneinander die Schleimhaut durchsetzen, ohne miteinander in Verbindung zu treten, in tiefe Schleimhautvenen die dicht auf der Muscularis mucosae aufliegen, und horizontal, parallel der Oberfläche der Schleimhaut verlaufen. Diese Venen, die Basalvenen von Frey, anastomosieren an manchen Stellen miteinander, an andern aber nicht; es kommt also nicht überall in der Magenschleimhaut zur Ausbildung eines tiefen Venengeflechts, sondern nur hie und da. Für manche Gegenden der menschlichen Magenschleimhaut trifft also die Angabe von Kölliker (4) und von F. Merkel (6) zu, dass nur ein einziger Venenplexus vorhanden ist, der oberflächliche.

Alle Basalvenen verbinden sich mit einem submukösen Venenplexus, dessen Äste das arterielle Geflecht begleiten.

Da dem zusammenhängenden Kapillarnetze der Magenschleimhaut das Blut durch eine ausserordentlich grosse Zahl kleiner, nicht miteinander in Verbindung stehender Endarterien zugeführt wird, so zerfällt dasselbe in soviel einzelne Bezirke, als Endarterien da sind.

Der Verschluss einer Endarterie ruft in dem von ihr versorgten Kapillarbezirk zunächst Stillstand des Blutes, Stase, hervor. Wenn nun von denjenigen Kapillaren aus, die sich an der Peripherie des stagnierenden Bezirks befinden, ein Zustrom nach dem gesperrten Gebiet sich einstellt, kommt es vielfach zum Durchtritt roter Blutzellen durch die Kapillarwand — Diapedesis. — später auch wohl zum Reissen kleiner Gefässe und zum Austritt von Blut in das Gewebe. Das ganze, aus der Zirkulation ausgeschaltete Gebiet erscheint von Blut durchsetzt; es wandelt sich in einen haemorrhagischen Heerd um, der der Nekrose verfallen kann. (Vgl. dazu Cohnheim, Untersuchungen über die embolischen Prozesse, 1872; v. Recklinghausen, Handbuch der allgemeinen Pathologie des Kreislaufs und der Ernährung, Kap. II., III, IV, VI, 1883).

Die haemorrhagischen Heerde entsprechen an Umfang ungefähr dem Verästlungsbezirk der betreffenden Endarterien; sie fallen in der Regel etwas kleiner aus, weil in ihrer Peripherie die Zirkulation erhalten bleibt.

Sind im Magen wirklich Endarterien vorhanden, so muss ihr Verschluss die Bildung haemorrhagischer Heerde innerhalb der Schleimhaut bewirken können. Nun ist bekannt, dass sich innerhalb der Magenschleimhaut haemorrhagische Heerde bilden können, und eine experimentelle Arbeit von Panum (13) hat Aufschluss darüber gegeben wie sie entstehen. Panum brachte bei Hunden eine Emulsion kleiner, schwarzgefärbter Wachskügelchen vermittelst eines langen Katheters von der art. cruralis aus in die Bauchaorta, so dass die Wachskügelchen in deren Äste gelangen konnten. Es traten darauf vielfache Embolieen in den Gefässbezirken auf, die von der Bauchaorta versorgt werden; am Magen war die Schleimhaut „mit vielen kleinen Ecchymosen von der Grösse eines Sandkorns bis zu der eines Hanfsamens übersäet.“ Vielfach waren die Ecchymosen in Geschwüre umgewandelt. Nur an den Stellen der Schleimhaut, wo die Ecchymosen auftraten, fanden sich die Wachskügelchen vor; „sie sassen grössten-

teils in den durch die Muscularis aufsteigenden Arterienästen, da wo diese pinselförmig in die Schleimhaut eintreten."

Bei einem zweiten Versuch, der ebenfalls an einem Hunde angestellt wurde, war die Magenschleimhaut vielfach mit kleinen Geschwüren besetzt; „an der Grenze dieser ulcerierten Stellen gegen die Muskelhaut waren die Gefässe von vielen schwarzen Wachskügelchen verstopft."

Es bewirkt also der embolische Verschluss von Arterien, die die Magenschleimhaut versorgen, beim Hunde die Bildung zahlreicher kleiner haemorrhagischer Heerde, die sich in Geschwüre umwandeln können. Bedingung dafür ist aber das Eintreten der Emboli in die Schleimhaut selbst. Das Ergebnis des pathologischen Experimentes bestätigt die viel späteren Angaben von Mall (8) nach denen die Arterien der Schleimhaut im Hundemagen nicht untereinander zusammenhängen, dass sie also Endarterien sind.

Es sind klinische Erfahrungen gewesen, welche in neuester Zeit wieder die Aufmerksamkeit auf die haemorrhagischen Heerde im menschlichen Magen gelenkt haben. Im Anschluss an solche Operationen innerhalb der Bauchhöhle, bei denen es zu Gefässunterbindungen im grossen Netz, oder im Mesenterium kommt, besonders aber nach Abbindung grösserer Partien des Netzes, tritt oftmals, wie v. Eiselsberg (14) zuerst beobachtete, Erbrechen von Blut ein. In tötlich verlaufenen Fällen wurden in der Magenschleimhaut frische Haemorrhagien, und haemorrhagische Erosionen bis zur Grösse eines Zehnpfennigstückes hinauf gefunden. v. Eiselsberg suchte die Ursache derartiger Blutungen in Gefässverstopfungen durch verschleppte Thromben die von den abgebundenen Venen des Netzes oder des Mesenteriums in den Stamm der Pfortader gelangen, und von hier aus rückläufig in die Magenvenen getrieben werden; er hielt auch für möglich, dass ein Thrombus einer unterbundenen Netzarterie sich bis zur art. gastro-epiploica hin fortsetzen könne. Werden von ihm dann Partikel durch den Blutstrom abgerissen, so müssen diese in die Magenarterien gelangen, wo sie sich festkeilen und einen Arterienzweig verstopfen werden. Dass derartige Blutungen nach Operationen am Netz auch bei Säugetieren vorkommen, geht aus einer Beobachtung von Enderlen (15) hervor; er sah bei einer Katze der er einen Magendefekt durch transplantiertes Netz geschlossen

hatte, zahlreiche Haemorrhagien im Magen, und war geneigt, diese auf die „Manipulationen am Netz“ zurückzuführen. Friedrich (16) ist dann zu einer experimentellen Prüfung der Frage geschritten, welche Folgen für die Magenschleimhaut Eingriffe am Netz nach sich ziehen; er fand, dass zwar nicht jedesmal, aber doch in ungefähr einem Drittel der Fälle bei Meerschweinchen auf Abtragungen grösserer Partien des Netzes, und Netzgefässabbindungen in der Magenschleimhaut Haemorrhagie, Epithelnekrose, Geschwürsbildung beobachtet wird, und namentlich dann, „wenn die Abbindungszone sich den Strombahnen der art. epiploica nähert“ Die Geschwüre sitzen meistens im Verästlungsgebiet der art. epiploicae. Zur Erklärung seiner Befunde nimmt Friedrich, mit v. Eiselsberg, Verschleppung von Thromben namentlich in die art. epiploica an; er findet nur in der Embolie von Arterienästen der Magenschleimhaut keinen ausreichenden Grund für das Auftreten von Haemorrhagiéen, weil „die Magenarterien keine Endarterien sind.“ Für die Arterien der Submukosa ist dieser Satz zwar zutreffend; er gilt aber nicht für die Arterien der Schleimhaut, welche Endarterien sind.

Die Versuche von Friedrich sind von Engelhardt und Neck (17) wiederholt, und seine Beobachtungen in bemerkenswerter Weise vervollständigt worden. Auch die genannten Autoren finden, dass nicht jede Unterbindung von Netzgefässen Blutungen in die Magenschleimhaut bewirkt; sie beobachteten unter 21 Versuchen nur sechsmal kleine, meist punktförmige Blutergüsse in verschiedenen Gegenden der Schleimhaut. Sie waren ferner in der Lage, die Gegenwart von Thromben in einigen Venen der Schleimhaut, in submukösen Venen und in einer submukösen Arterie des Magens nachzuweisen, und so die Hypothesen der früheren Autoren als begründet hinzustellen. Endlich teilen Engelhardt und Neck eine Beobachtung mit, die erweist, dass der Verschluss submuköser Venen und Arterien keine Blutung in die Magenschleimhaut hervorruft. Wenn auch dieses Verhalten den Untersuchern unverständlich erschien und sie zur Annahme führte, dass eventuell andere Einflüsse, z. B. Bakterieninvasion, bei der Entstehung von Haemorrhagien die wesentliche Rolle spielen müsse, so sind wir jetzt imstande, eine genügende Erklärung aus dem Verhalten der Gefässe abzuleiten. Die sub-

mukösen Arterien sowohl als die submukösen Venen, ebenso die Basalvenen der Magenschleimhaut, gehören einem Geflechte an. Der Verschluss eines oder auch mehrerer Äste eines Plexus kann gar keine erhebliche Zirkulationsstörung bedingen, da zahlreiche kollaterale Bahnen vorhanden sind. Zu einer Ausschaltung eines bestimmten Gefässgebietes aus der Zirkulation, mit allen oben erwähnten Folgen, kommt es nur, wenn eine Arterie der Schleimhaut selbst verschlossen wird; denn hier sind nur Endarterien vorhanden. Der Sitz eines Embolus oder Thrombus ist entscheidend für die Folgeerscheinungen. Für die Magenschleimhaut werden die kleinsten Pfröpfe gefährlich, die nicht im submukösen Geflecht stecken bleiben, sondern in die engen Endarterien gelangen können. Ihre Kleinheit wird sie aber auch oft dem Auge des Untersuchers entziehen. Kommt es zu einer Nekrose des haemorrhagischen Herdes, und Auflösung desselben durch den Magensaft, bildet sich also eine Erosion, so wird, mit dem verstopften Gefässgebiet, wohl auch der Embolus, der den Verschluss bewirkt hat, mit verdaut, und ist dann nicht mehr nachzuweisen.

Nach Kenntnis des Verhaltens der Arterien in der Magenschleimhaut können wir also die Annahme von v. Eiselsberg und von Friedrich, dass das Auftreten von Blutungen in der Magenschleimhaut nach Netzoperationen auf Gefässverstopfungen durch verschleppte Thromben beruhe, nur für begründet halten: wir können das Auftreten von Blutungen aus der Natur der Schleimhautarterien erklären, welche Endarterien sind.

Dagegen können wir für die Pathogenese des runden Magengeschwürs aus den neuen Aufschlüssen über die Schleimhautgefässe keine Aufklärung herleiten. Die Verbreitungsgebiete der Endarterien sind so klein, im Verhältnis zu der Ausdehnung der Magengeschwüre, dass es einer gleichzeitigen Erkrankung vieler benachbarter Endarterien bedürfen würde, um ein Geschwür mittlerer Grösse entstehen zu lassen. Eine derartige multiple Gefässveränderung würde sich aber der Beobachtung bisher gewiss nicht entzogen haben.

Eine vorläufige Mitteilung über die hier mitgeteilten Untersuchungen ist in den Marburger Sitzungsberichten erschienen (18).

In der an den Vortrag sich anschliessenden Diskussion wurde sofort von Herrn Prof. Aschoff die Wichtigkeit der Endarterien für die Erklärung der haemorrhagischen Erosionen der Magenschleimhaut hervorgehoben, und dieser Umstand hat mich veranlasst, an dieser Stelle einen Exkurs auf das Gebiet der Pathologie zu unternehmen.

Literatur.

1. J. Gerlach: Handbuch der Gewebelehre 1848, S. 260.
2. Frey: Einiges über den Verlauf der Blutgefässe in der Magenschleimhaut. Zeitschrift f. rationelle Medizin, Bd. 9, 1850.
3. Toldt: Die Blutgefässe des Darmkanals. Strickers Handbuch der Lehre v. d. Geweben, 1872.
4. Kölliker: Gewebelehre, 5. Aufl., 1867.
5. Testut: Traité d'Anatomie humaine, Tome IV, 1899.
6. F. Merkel: Topographische Anatomie, Bd. II, 1899.
7. v. Ebner: Kölliker's Handbuch der Gewebelehre, Bd. 3, 6. Aufl. 1899.
8. Mall: The Vessels and Walls of the dog's stomach. The Johns Hopkins Hospital Reports. Vol. I, 1889.
9. Bucura: Über den physiologischen Verschluss der Nabelarterien. Pflüger's Arch. Bd. 91, 1902. Ferner Zentralblatt für Gynaekologie, 1903, Nr. 12.
10. Johannes Müller: Entdeckung der bei der Erektion des männlichen Gliedes wirksamen Arterien etc. Müller's Archiv 1835, S. 202.
11. Henle: Eingeweidelehre, II. Aufl., 1873.
12. Eckhard: Beiträge zur Anatomie und Physiologie, Bd. 4. Zur Lehre von dem Bau und der Erektion des Penis, 1867.
13. Panum: Experimentelle Beiträge zur Lehre von der Embolie. Virchows Archiv Bd. 25, 1862.
14. v. Eiselsberg: Über Magen- und Duodenalblutungen nach Operationen. Arch. f. klin. Chirurgie, Bd. 59, 1899.
15. Enderlen: Über die Deckung von Magendefekten durch transplantiertes Netz. Deutsche Zeitschrift f. Chirurgie, Bd. 55, 1900.
16. Friedrich: Zur chirurgischen Pathologie von Netz und Mesenterium. Verhandl. d. Deutschen Gesellschaft f. Chirurgie, 1900.
17. Engelhardt und Neck: Veränderungen an Leber und Magen nach Netzabbindungen. Deutsche Zeitschrift f. Chirurgie Bd. 58, 1901.
18. Disse: Über die Blutgefässe der menschlichen Magenschleimhaut. Marburger Sitzungsberichte 1903, Nr. 6, Juli.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI.

Sämtliche Figuren sind nach Präparaten gezeichnet, die von dem Magen eines ungefähr 38 Jahre alten Individuums herstammen. Der Magen war von den Arterien aus soweit mit Karminleim injiziert, dass die Masse bis zu den Kapillaren vorgedrungen war. Die Figg. stellen Arterien innerhalb in toto abgezogener und aufgehellter Schleimhautstücke dar, die von der Fläche gesehen sind. Die Figg. wurden bei 50facher Vergrösserung angelegt und mit Benutzung des binokularen Mikroskops ausgeführt; einige sind insofern schematisch, als die Abnahme des Kalibers der Arterienzweige nicht immer genügend berücksichtigt ist, und als bei Darstellung der Knäuel die Abstände der Gefässwindungen voneinander zu gross gezeichnet sind. Es wäre sonst nicht möglich gewesen, den Gefässverlauf im Knäuel klar darzustellen.

Fig. 1. Eine Endarterie der Magenschleimhaut mit ihrer Verästlung bis zum Beginn der Kapillaren, von der Submukosa her gesehen.

Fig. 2. Eine andere Endarterie der Schleimhaut mit ihrer Verästlung. Bei a und b spiralige Windungen der Zweige 1. Ordnung.

Fig. 3. Eine Endarterie mit komplizierter spiraliger Windung der Teilungsäste 1. Ordnung; a Spirale des einen Teilungsastes, der einen einfachen Knäuel bildet.

Fig. 4. Ein kurzes Stück einer Arterie des submukösen Plexus, und der sie begleitenden Vene. Von der Arterie gehen zwei für die Schleimhaut bestimmte Endarterien ab, deren jede einen Knäuel (a und b) bildet. Die Ziffern 1., 2., 3. bezeichnen die Abgangsstelle der Äste 1., 2., 3. Ordnung. Die Arterienzweige zu dick gezeichnet.

Fig. 5. Ein Knäuel einer Endarterie, von der Fläche gesehen. a Spirale, von der ab die Knäuelbildung beginnt. b Abgang eines kleinen Astes. 1., 2., 3. reguläre Teilungen 1., 2., 3. Ordnung.

Fig. 6. Sehr regelmässiger, dichter Knäuel einer Endarterie, dessen Windungen der Übersicht halber, etwas voneinander abstehend gezeichnet sind 1., 2., 3. Abgangsstellen der Teilungsäste.

Fig. 7. Achtertour, von dem Stamm einer Endarterie gebildet. Die Pfeile zeigen die Richtung des Blutstroms an. An den Teilungsästen 2. Ordnung treten spiralige Windungen auf.

Jeder Figur ist im Text eine eingehendere Beschreibung gewidmet.

Aus dem zoologischen Laboratorium München.

Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Schwimmblase.

Von

Dr. **Fanny Moser.**

Hierzu Tafel XXII—XXV.

Einleitung und historischer Überblick.

Es ist eine vielumstrittene Frage, in welchen Beziehungen die luftführenden Organe der Wirbeltiere, die Schwimmblase einerseits, die Lungen andererseits zu einander stehen. Es gibt auch kaum ein Organ, das morphologisch und physiologisch schwerer zu verstehen und daher in seinen Beziehungen zu anderen Organen schwerer zu deuten ist, wie die Schwimmblase.

Die Schwierigkeit liegt teilweise an dem ganz unregelmässigen und anscheinend gesetzlosen Auftreten resp. Fehlen der Schwimmblase, das sich bisher weder durch die morphologischen und physiologischen, noch durch die biologischen Verhältnisse erklären lässt. Nach dem oft hohen Grad der Differenzierung und Anpassung, die dieses Organ bei manchen Fischen, z. B. bei den Siluroideen erreicht, ist die Annahme naheliegend, dass dessen Besitz für den Fisch von grosser Bedeutung und Wichtigkeit sei; dem widerspricht anscheinend aber die Tatsache, dass ein grosser Teil der Fische, die sich in ihrer Lebensweise durchaus nicht von den anderen unterscheiden, der Schwimmblase vollständig entbehrt. Dies ist der Fall bei den Selachiern, denn die von Miklucho-Maclay (38) bei mehreren Selachiern, so bei Galeus, jedoch nur bei Embryonen und jungen Tieren, dorsal vom Darm gefundene und von ihm sowohl wie von Gegenbaur (24) als Rudiment einer Schwimmblase gedeutete Tasche wurde von Mayer (37) nur bei Mustelus und zwar auch bei erwachsenen Tieren konstatiert, und die Deutung mit triftigen Gründen zurückgewiesen, unter Hervorhebung der Unwahrscheinlichkeit, dass bei einer so primitiven Gruppe ein Organ wie die Schwimmblase rudimentär vorkommen solle.

Im Gegensatz zu den Selachiern besitzen die Ganoiden durchwegs eine Schwimmblase, während bei der Gruppe der Teleostier diese sowohl vorkommen wie auch fehlen kann, und

zwar nicht nur bei einzelnen Familien, sondern sogar bei einander ganz nahe verwandten Gattungen. Selbst bei der gleichen Gattung kann die Schwimmblase der einen Art zukommen, der anderen nicht, ohne dass es bisher gelungen wäre, eine Erklärung dafür zu finden. So sehen wir sie, nach Stannius (57) und anderen unter den Acanthopterygiern den Blennoideen, unter den Anacantinen den Pleuronectiden fehlen; ferner unter den Physostomen den Loricarinen und Symbranchien und der Gattung Ammodytes, um nur einige zu nennen. Ob der Mangel einer Schwimmblase bei vielen Teleostiern ein primärer ist, oder ein sekundärer, darüber fehlen noch die Untersuchungen; doch ist letzteres das Wahrscheinlichere und hoffe ich, diese Frage zu lösen, durch die Untersuchung des mir vorliegenden embryologischen Materials der Pleuronectiden.

Liegt nun schon in dem unvermittelten Auftreten und Verschwinden der Schwimmblase eine Schwierigkeit zu deren Verständnis, so kommt eine weitere hinzu durch die ausserordentlich grosse Verschiedenheit in ihren morphologischen, anatomischen und histologischen Verhältnissen und in ihren Beziehungen zum Darm, für die es ebenfalls bisher nicht gelungen ist, eine Begründung zu finden.

Die Schwimmblase ist, wie die Lungen, eine Ausstülpung des Darmes, und bildet ihre Verbindung mit ihm den Ductus pneumaticus, der also das Homologon der Trachea ist. Im Gegensatz zu letzterer jedoch, die allen Lungen zukommt, ist der Ductus pneumaticus oder Luftgang kein notwendiger Bestandteil der Schwimmblase, sondern kann ihr auch vollständig fehlen, so bei jener Gruppe der Teleostier, die unter dem Namen der Physoclisten zusammengefasst wurde, im Gegensatz zu den mit Ausführungsgang versehenen Fischen. Ursprünglich kommt allen Schwimmblasen ein Luftgang zu, der jedoch bei manchen Fischen, im Lauf ihrer ontogenetischen Entwicklung ganz verloren geht, oder sich höchstens als ein Sehnenstreifen zwischen Darm und Schwimmblase erhält. So findet man bei Embryonen alle Übergänge von einem gut durchlässigen, hohlen Luftgang bis zu seinem vollständigen Schwinden. Aber auch bei erwachsenen Fischen finden sich alle diese Stufen vor; so ist der Ductus der Salmoniden ausserordentlich weit, der von Karpfen ganz eng und kaum noch durchlässig, und bei Trygla stellt er nur noch

einen flachen Sehnenstreifen dar. Doch nicht nur in seiner Weite und Durchlässigkeit zeigt er die grössten Verschiedenheiten, sondern auch in seiner Länge, die teils ganz beträchtlich ist, so bei manchen Aalen, teils ganz gering; ferner in der Lage seiner Mündungsstelle in die Schwimmblase, die bei den einen ganz vorne an dieser liegt, welche dann als seine direkte Fortsetzung erscheint, so bei den Salmoniden, bei anderen, wie den Cyprinoiden, mehr in der Mitte, oder auch ganz hinten.

Wichtiger wie diese Verschiedenheiten des Luftganges ist die Lage seiner Abgangsstelle vom Darm, wie auch die Lage der Schwimmblase zu letzterem. Die Schwimmblase ist im Gegensatz zur Lunge eine dorsale Ausstülpung des Darmes, und daher auch ihre Lage eine dorsale — im allgemeinen, denn es gibt von dieser Regel einige Abweichungen von prinzipieller Bedeutung, welche hier nur erwähnt seien, und auf die ich später ausführlicher zurückkomme.

Was die Schwimmblase selbst anbelangt, so könnte man, sowohl nach dem Gang der phylogenetischen, wie auch der ontogenetischen Entwicklung als Grundform den langen, schmalen, glattwandigen Sack bezeichnen, der mit kurzem, weitem Luftgang, als dessen direkte Fortsetzung er erscheint, in den Darm mündet. Diese Grundform zeigt die verschiedensten Modifikationen, ohne dass bisher noch die Ursache hierfür klar läge. Der einheitliche Sack kann z. B. eine mehr oder weniger vollständige Längsteilung erfahren, von der inneren partiellen nur durch Septen und seitlich symmetrisch angeordnete Kammern (wie bei Ceratodus von Günther (27), bei Lepidosteus von Van der Hoeven (60) nachgewiesen,) bis zur vollständigen, auch äusserlich sichtbaren (wie bei Polypterus und Protopterus nach Parker (48), bei welchen er in zwei, nur noch an der Mündung miteinander in Verbindung stehende Säcke umgewandelt ist). Neben der Längsteilung, wie sie diese Formen aufweisen, kommen auch Querteilungen vor, infolge deren die Schwimmblase sanduhrförmig in zwei übereinanderliegende Säcke zerfällt, wie (z. B. bei manchen Percoiden) in drei, wie bei manchen Siluriden (z. B. bei Bagus und Arius). Letztere besonders weisen eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit ihrer Schwimmblasen auf, wie aus den sorgfältigen Untersuchungen von Bridge und Haddon (11—13) hervorgeht. Ganz eigentümliche Verhältnisse zeigt die

Schwimmblase von Dactylopterus volitans nach den Untersuchungen von Calderwood (14). Hier zerfällt die Schwimmblase in zwei Hälften, die jedoch nicht in der Leibeshöhle liegen, sondern ausserhalb derselben, über der Wirbelsäule, in einer besonderen Höhle. Beide Hälften kommunizieren durch einen unter der Wirbelsäule liegenden Kanal, während jede Spur eines Ductus vollständig fehlt. Die beiden Schwimmblasenhälften sind von grossen Knochenplatten, die sich vom Kopfe aus rückwärts verlängern, fast ganz bedeckt.

Ausser der Teilung finden sich auch oft zahlreiche, einfache oder verästelte kleine Fortsätze des ganzen Seitenrandes der Schwimmblase, die wie Blinddärmchen aussehen, so bei manchen Siluriden, oder auch treibt die Schwimmblase grosse, hörnerartige Fortsätze, oder weite Aussackungen, wie bei manchen Gadusarten, die sich wohl am besten mit den Luftsäcken der Vögel oder denen von Gecko vergleichen lassen. Diese Vergrösserung der inneren Oberfläche der Schwimmblase kann auch noch auf andere Weise erreicht werden, nämlich durch ein mehr oder weniger dichtes Netzwerk von Balken, die grössere und kleinere Kammern abgrenzen, so bei Lepidosteus, und die unter Umständen fast die ganze Schwimmblase ausfüllen, wie dies von Parker (48) für Protopterus angegeben wird. Dadurch erhält die Schwimmblase ein schwammiges Aussehen und grosse Ähnlichkeit mit den höher entwickelten, complizierteren Lungen mancher Amphibien und Reptilien.

Diesen morphologischen Verschiedenheiten entsprechen grosse Verschiedenheiten in der Struktur der Wand, die bald mächtig ist, wie bei Stör, bei Pogonias chromis, bald ganz dünn und zart wie bei Salmo und Clupea. Bei den Knochenganoiden ist sie von einer allgemeinen Schicht Muskulatur umgeben, mit wenigen Faserzügen versehen, die auf die verschiedenste Art verteilt sein können, z. B. bei den Cyprinoiden. Diese Muskelzüge gehören bald der äusseren, bald der inneren Faserschicht der Schwimmblase an und sind quergestreift bei den Knochenganoiden und manchen Teleostiern (Trigla, Zeus etc.), glatt bei den Stören, Cyprinoiden etc., die äussere Faserschichte verknöchert bei einigen Fischen, z. B. bei den Cobitiden, nach den Untersuchungen von Grobben (26) und Leydig (35) vollständig, kann aber auch durch das Vorkommen von starren, krystall-

ähnlichen Fasern (Leydig 35) einen atlasartigen Glanz erhalten. Auch elastische Fasern finden sich vor, z. B. bei Esox.

Die Verhältnisse des Gefässapparates sind ebenfalls wenig feststehende und seine Schwankungen entbehren nicht prinzipieller Bedeutung. Die Arterien der Schwimmblase gehören alle dem Aortensystem an und führen ihr, im Gegensatz zur Lunge, arterielles Blut zu; sie stammen nach Stannius (57) entweder aus der letzten Kiemenvene oder aus der Arteria coeliaca, oder direkt aus der Aorta. Bei manchen Fischen gehört die Schwimmblase mehreren Arteriengebieten zugleich an, und zwar so, dass der vordere Teil der Blase von der einen, der hintere von der anderen Arterie versorgt wird. Die Venen münden bald in die Pfortader, bald in die Vertebralvenen, während bei Erythrinen und bei Sudis gigas (Vastres Cuvieri) nach Jobert (32) die Venen der Schwimmblase das Blut direkt in den sinus praecordialis führen. Die Verteilung der Gefässe in der Schwimmblase ist entweder eine mehr gleichmässige, über die ganze Innenfläche und, wo solche vorhanden, zwischen die einzelnen Alveolen, oder aber eine mehr konzentrierte, durch büschelförmige Verzweigungen, welche die sogenannten Wundernetze oder roten Körper bilden und ein sehr verschiedenes Verhalten und Lage aufweisen. Diese Wundernetze finden sich hauptsächlich bei den Physoclisten, jedoch auch bei den mit Luftgang versehenen Fischen kommen sie vor.

Die nähere Umgebung der Schwimmblase bleibt nicht unbeeinflusst von ihrem Verhalten. In erster Linie ist es die Wirbelsäule mit ihren Fortsätzen und die Rippen, bei welchen Modifikationen dadurch hervorgerufen werden, dass die Schwimmblase „wirksam in ihrer Umgebung wird“, wie sich Gegenbaur (24) ausdrückt. So sehen wir bei manchen Fischen die Schwimmblase mehr oder weniger vollständig von einer Knochenkapsel umgeben. Diese entsteht allerdings, wie vorher angegeben, bei manchen Schwimmblasen durch Verknöcherung der äusseren Faserschicht, im Lauf der ontogenetischen Entwicklung; bei anderen hingegen sind es die vorderen Wirbelkörper, welche die Schwimmblase ganz oder teilweise umwachsen, wie bei manchen Siluriden. Oder es kann sich auch der Kanal, gebildet durch die Basen der unteren Bogen der Wirbelsäule, sehr erweitern zur Aufnahme des hinteren Schwimmblasenendes, wie bei Exocoetus-Arten.

Interessanter wie diese Beziehungen sind jene der Schwimmblase zum Kopf, respektive Gehörorgan. Am einfachsten sind sie z. B. bei manchen Clupeiden, wo das vordere zugespitzte Ende der Blase in einen „Kanal der basis cranii tritt und sich dorten in zwei schlanke Schenkel teilt, deren jeder nach der Gabelung in einer kugelförmigen Erweiterung endet, die je in einer Ausbuchtung des knöchernen Craniums liegt. Sie kommt hier mit einem Teil des Labyrinths in unmittelbaren Kontakt" (Gegenbaur [24]). Ähnlich sind die Verhältnisse bei einigen Percoiden, wo die zwei Hörner, in welche die Schwimmblase verläuft, sich in der Occipitalregion an zwei membranös geschlossene Öffnungen anlegen, gegen welche von innen her das Vestibulum des Labyrinths heranreicht. Bei manchen Characinen hat die Verbindung von Schwimmblase und Gehörorgan eine Rückbildung erfahren und erhält sich nur als ein sehniger Strang, während sie andererseits ihre höchste Vollendung erreicht in dem, nach ihrem Entdecker benannten Weber'schen Apparat, wie er bei anderen Characinen, Cyprinoiden, Siluroiden und bei den Gymnotinen und Gymnarchiden sich findet, die deshalb von Sagemehl unter dem Namen Ostariophysae zusammengefasst wurden, weil der Besitz dieses hochspezialisierten Mechanismus auf gemeinsamen Ursprung hindeute. Die vielfachen Modifikationen des Weberschen Apparates sind ersichtlich aus den Untersuchungen, die nach denen von Weber an Siluris glanis (62) hauptsächlich von Sagemehl (53) an Characiniden, von Grossi, Baudelot und Nusbaum (46) an Cyprinoiden, von Bridge und Haddon (11—13) an Siluroiden, von Day (18—22) speziell an indischen Siluroiden gemacht wurden. Über die physiologische Bedeutung des Weber'schen Apparates sind die Ansichten noch geteilt und komme ich später (S. 7) darauf zurück.

Überblickt man die hier nur in grossen Zügen skizzierten, ausserordentlichen Variationen und Modifikationen der Schwimmblase und des Ductus pneumaticus, mit ihren wechselvollen Beziehungen zum Darm, zum Gefässapparat, zum Kopf und dem Skelett, so drängt sich die Überzeugung auf, dass man es mit einem Organ zu tun habe, welches einen ungewöhnlich hohen Grad der Anpassungsfähigkeit und Veränderlichkeit in allen seinen Teilen und allen seinen Beziehungen zu anderen Organen besitzt; dieser ausserordentlichen Anpassungsfähigkeit, dieser

hohen Plasticität der Schwimmblase ist es vor allem zuzuschreiben, dass sie bei Formen, die noch in jeder anderen Beziehung erst einen primitiven Grad der Entwicklung erreicht haben, so bei den Siluroideen, schon eine hohe Vollkommenheit und Komplikation erlangen, hingegen bei anderen, in ihrer Gesamtentwicklung viel höher stehenden Formen schon eine starke Rückbildung erfahren konnte. Es erklärt auch, dass sich, oft bei ganz nahe verwandten Gattungen, selbst bei Arten ein- und derselben Gattung, dieses Organ in sehr divergenter Richtung entwickelt hat, während bei anderen weit auseinander liegenden Gruppen auffallende Konvergenzerscheinungen beobachtet wurden. Dies alles erschwert ein richtiges Verständnis und eine richtige Abschätzung und Bewertung der einzelnen Erscheinungen ausserordentlich und hat zur Folge, dass selbst noch über Grundfragen von allgemeiner, prinzipieller Bedeutung, bis jetzt keine Klarheit und Einigkeit erzielt wurde. Zu diesen Fragen gehören in erster Linie die nach der physiologischen Bedeutung der Schwimmblase und die nach ihrem Verhältnis zu den Lungen der höheren Wirbeltiere.

Was die erstere anbelangt, die nach der Funktion der Schwimmblase, so sind hierfür verschiedene Theorien aufgestellt worden, welche der Schwimmblase bald eine auditive, bald eine respiratorische, oder eine hydrostatische Bedeutung zuschoben. Die Theorie der Bedeutung der Schwimmblase für das Gehör stellte Weber auf, indem er sich, durch seine Entdeckung ihrer Beziehungen zum Kopf, und der anscheinend hergestellten Verbindung mit dem Gehörorgan, zu der Annahme verleiten liess, die Schwimmblase stehe im Dienste des Gehörs, und zwar als Resonanzboden. Dies dachte er sich so, dass die durch den Körper dringenden Tonwellen die Luft der Blase in Schwingungen versetzen, welche mittels der Weber'schen Knöchelchen auf das Gehörorgan übertragen würden — eine Theorie, die sogar dazu führte, dass die Schwimmblase direkt als Anhangsorgan des Gehörs bezeichnet wurde. Ihr traten erst Hasse (28), dann Ramsay Wright (63) und Bridge (13) mit den verschiedensten Gründen und Beweisen entgegen, und kann sie als abgetan betrachtet werden.

Die Frage nach der respiratorischen Bedeutung der Schwimmblase ist schon schwerer zu erledigen, und sind die Ansichten hierüber noch lange nicht geklärt, trotz des Beweises von Rathke (50, 51),

dass unmöglich atmosphärische Luft durch den Ductus pneumaticus in die Schwimmblase gelangen könne und des noch wichtigeren Nachweises von J. Müller (43), dass die Anwesenheit eines venösen Gefässnetzes in den Wandungen der Schwimmblase ein unerlässliches Erfordernis der Atmung sind. Bei einigen Fischen wird sie mit Bestimmtheit behauptet, so bei Erythrinen von Jobert (32) nach vielfachen experimentellen Versuchen, die ihn davon überzeugten, dass diese eine richtige und regelmässige Atmung und ihre Schwimmblase wie die Lungen eine bedeutende Rolle für die Haematose besitzen. Jedoch hält Bridge (13) diese Untersuchungen Joberts nicht für stichhaltig und die respiratorische Funktion noch für unbewiesen. Bei Gymnarchus durch Erdl (23) und bei den Dipnoern ist eine respiratorische Funktion mit Sicherheit festgestellt, ebenso von Mark (36) bei Lepidosteus, bei welchem die Schwimmblase die Funktion der Oxydierung des Blutes besitze, während die Kohlensäure durch die Kiemen ausgeschieden würde. Boas (6) spricht direkt von „wirklichen Lungen bei einigen Knochenganoiden (Knochenhecht, Amia und bei den Lungenfischen) ferner auch bei einigen Knochenfischen.“ Wenn jedoch im allgemeinen eine respiratorische Funktion der Schwimmblase, nach dem jetzigen Stand der Wissenschaft, ausgeschlossen erscheint und in kaum einem speziellen Fall unbestritten geblieben ist, so wird doch wohl von allen, so auch von Bridge, zugegeben, dass sie unter Umständen auch so funktionieren kann, indem der in ihr befindliche Sauerstoff zur Atmung benutzt werde, dass ihr also accessorisch eine respiratorische Bedeutung zukomme, wie neuerdings auch aus Moreau's (39) interessanten Versuchen mit Sicherheit hervorgeht.

Die jetzige, vorherrschende Ansicht ist, dass die Schwimmblase ein hydrostatischer Apparat sei, eine Ansicht, die zuerst von Borelli (10) präziser gefasst wurde. Er glaubte, dass durch Zusammenziehen und Nachlassen der Muskeln, die auf die Schwimmblase wirken, der Fisch in den Stand gesetzt sei, sein spezifisches Gewicht zu vergrössern oder zu verkleinern. Die meisten späteren Physiologen und Zoologen, so Cuvier (17), Stannius (57), Owen (47), J. Müller (45) schlossen sich ihm an. Müller ergänzte dann die Theorie dahin, dass bei Fischen mit geteilten Blasen eine willkürliche Kontraktion möglich sei, durch welche die Luft von einer Kammer zur anderen getrieben und dadurch

der Schwerpunkt des Fisches verlagert werden könne. Nach der hauptsächlich von Bergmann und Leuckart (34) vertieften Theorie, die jetzt noch manche Anhänger zählt, ist der Fisch imstande, sich durch willkürliche Kontraktion der Schwimmblase direkt als Lokomotionsorgan zu bedienen. Gegen diese Theorie traten Moreau (39), Charbonnel-Salle (15) und Andere mit schwerwiegenden Gründen auf. Moreau (39) verdanken wir die ersten sorgfältigen experimentellen Versuche hierüber, aus denen die physiologische Bedeutung der Schwimmblase als eines hydrostatischen Apparates hervorgeht, dessen Rolle die ist, das Gleichgewicht zwischen dem Wasser und dem ohne Schwimmblase spezifisch schwereren Fisch und zwar passiv, in jeder Tiefe herzustellen, ohne aktive Muskelanstrengung. Diese stetige, passive Anpassung der Schwimmblase an die Dichte des umgebenden Wassers wird dadurch erreicht, dass Gas und zwar in erster Linie Sauerstoff in entsprechender Menge abgeschieden respektiv resorbiert wird, was aber nur ganz allmälich vor sich gehen kann, wodurch die bisher betonte, lokomotorische Bedeutung der Schwimmblase fast auf 0 herabsinkt, ja, die Schwimmblase unter Umständen gerade durch diesen Mangel an aktiver Anpassungsfähigkeit z. B. bei plötzlichem, gewaltsamen Tiefenwechsel ihrem Träger verhängnisvoll werden kann. Hasse (28) schloss sich dieser Auffassung Moreaus an, mit der Ergänzung, dass die Weberschen Knöchelchen dazu dienten, den Fisch über die Druckverhältnisse in der Blase resp. in dem umgebenden Wasser zu orientieren. Sagemehl (53) schloss sich dieser Auffassung an mit der Modifikation, dass nicht der hydrostatische Druck registriert werden solle, sondern der atmosphärische, „um die in seinem Gefolge befindlichen Wetterveränderungen anzukündigen“ — eine Idee, die schon von Treviranus (59) ausgesprochen worden war, der die Schwimmblase direkt als ein Wetterorgan bezeichnete. Sie wurde allgemein, so auch von Bridge (11) verworfen zu Gunsten der Hasse'schen, die allerdings noch lange nicht alles erklärt, denn die Frage, um nur eine zu nennen, was deren Stelle vertritt, bei Fischen ohne Weber'schen Apparat ist ebenso unbeantwortet, wie die, nach der Art und Weise der spezifischen Anpassung jener Fische, die einer Schwimmblase ganz entbehren.

Über das „Wo“ und „Wie“ der, die hydrostatische Funktion der Schwimmblase regulierenden Sauerstoffausscheidung herrschte

bis vor Kurzem noch vollständiges Dunkel, besonders bei den Fischen, die entweder eines Luftganges ganz entbehren, oder bei denen er so eng ist und so weit hinten gelagert, dass eine direkte Füllung, bezw. Entleerung nach aussen ausgeschlossen erscheint. Eine Arbeit von Jager (31) brachte hierüber Licht. Seine Untersuchungen bestätigen, dass das Volumen der Schwimmblase in erster Linie durch Vermehrung und Verminderung des Sauerstoffs reguliert wird. Dieser wird durch die „roten Körper" ausgeschieden, d. h. aus dem Blut in den Binnenraum der Schwimmblase „gedrückt". Während die Verminderung der Schwimmblasenluft durch den Ductus pneumaticus bei Fischen mit einem solchen erfolgt, findet sie bei Fischen, die seiner entbehren, durch das sog. „Oval" statt. Dieses ist ein dem Ductus pneumaticus homologes Gebilde und findet sich nur bei Fischen ohne solchen vor. Das Oval, das von Corning (16) schon bei Perca fluv. nachgewiesen wurde, ist die einzige für Sauerstoff durchlässige Stelle der Schwimmblasenwand, da das den Binnenraum auskleidende Epithel hierfür nicht durchlässig ist. Es erscheint also das „Oval" als eine höchst zweckmässige Anpassung, bezw. Modifikation der Schwimmblase, die ihres Luftganges verlustig ging, und als ein weiterer Beweis dafür, wie leicht sich die Schwimmblase den verschiedensten Verhältnissen anzupassen, auf wie vielen verschiedenen Wegen sie zum gleichen Ende zu kommen vermag. Durch diese neueren Untersuchungen liegen jetzt wenigstens die Grundzüge der Physiologie der Schwimmblase etwas klarer zu Tage, und ist die Hoffnung berechtigt, dass in nicht zu ferner Zeit vollständiges Licht auch auf die spezielleren Fragen fallen werde, durch Fortsetzung genauer, experimenteller Versuche in Verbindung mit anatomischen und histologischen Untersuchungen.

Ganz ungeklärt und problematisch sind hingegen noch die Beziehungen der Schwimmblase zur Lunge, und ist dieses Problem teilweise deshalb so schwer, weil wir beide Organe nur auf der Stufe einer höheren Entwicklung kennen, nicht aber in ihren mehr ursprünglichen, niederen Formen. Dadurch ist es sehr schwierig einiges Licht auf ihre phylogenetische Entstehung, und ihre ursprünglichen Beziehungen zu werfen. Am Anfang des letzten Jahrhunderts war die Ansicht die vorherrschende, dass die Schwimmblase der Fische eine verkümmerte Lunge sei, ohne dass hierfür irgend ein Beweis erbracht wurde. Gegen diese Auffassung wandte

sich Humboldt (29), indem er am Schluss seiner Untersuchungen über die Atmung der Fische mit Recht sagt: „Une grande analogie s'observe entre les poumons du Protée et la vessie natatoire des poissons. Mais de simples analogies de formes ne peuvent pas nous guider dans des recherches, dans lesquelles chaque assertion doit être soumise à l'expérience". Auch Cuvier (17) wandte sich gegen die herrschende Meinung, indem er ihr jede reelle Basis abspricht; ebenso Müller, und Baer (4) der sich dahin äusserte, dass die Schwimmblase nur in den allgemeinsten Verhältnissen mit der Lunge übereinstimme. Nun trat allmählich ein Umschwung ein und die Auffassung, dass keine direkten Beziehungen zwischen der Schwimmblase und den Lungen bestünden, gewann die Oberhand. Als Stütze hierfür wurden von Baer (4) von Bischoff und Anderen eine Reihe wichtiger Gründe geltend gemacht, so der Mangel eines Ausführungsganges bei einem grossen Teil der Schwimmblasen, die dorsale Lage über dem Speisekanal, die Einmündung in dessen dorsaler Wand, im Gegensatz zur ventralen Lage und ventralen Einmündung der Lungen. Ferner schien auch die Einheit der Schwimmblase gegen die doppelten Lungen und, wie Baer (4) betonte, ihre geringe Blutmenge im Vergleich zu jener der Lungen dagegen zu sprechen.

Die prinzipielle Bedeutung des ersten Einwandes, des Mangels eines Ausführungsganges, hat dann Baer selbst bestritten und nach seinen Beobachtungen an Karpfen und Trigla und jenen Rathkes an Syngnathus die Vermutung ausgesprochen, dass die Schwimmblasen ohne Gang einerlei Ursprung und Bedeutung haben, wie jene mit Gang, was embryologische Untersuchungen z. B. von Born (8) bei Perca bestätigten.

Dem letzten Einwand, die geringe Blutmenge der Schwimmblase, hat Müller (43) eine präzisere und bedeutungsvollere Fassung gegeben, indem er die Art der Blutversorgung als das Massgebende bezeichnete: aus dem Verhalten der Blutgefässe gehe hervor, ob man es mit einer Schwimmblase oder mit einer Lunge zu tun habe; es komme bloss auf die Blutgefässe an; erhalten die luftführenden Organe dunkelrotes Blut, dann allein seien es Lungen, erhalten sie hellrotes Blut Schwimmblasen.

Hatte Müller die Blutversorgung der Schwimmblase als entscheidendes Merkmal festgestellt und hervorgehoben, so wandte er sich andererseits gegen die von Baer (4), Owen (47) und

Anderen vertretene Anschauung, dass die dorsale Lage der Schwimmblase über dem Speisekanal und ihre Einmündung in dessen dorsale Wand ein stichhaltiger Einwand gegen die alte Theorie sei. Ist auch diese Lage die Regel, so gibt es doch einige sehr bemerkenswerte Ausnahmen hiervon, z. B. die Schwimmblase von Polypterus bichir, die sowohl ventral liegt, wie auch ventral in den Darm mündet; ferner die Schwimmblase der Erythrinen, die, ebenso wie ihre Mündung, auf der linken Seite des Darmes liegt, nach den Beobachtungen von Müller (43) und Jakobi (30). Diese wurden später von Sagemehl bestätigt, allerdings auch, jedoch zweifelsohne mit Unrecht, von Albrecht (1) bestritten. Aus der Tatsache der verschiedenen Lage der Einmündungsstelle „mehrerer Schwimmblasen“ in den Darm schloss Müller (43), „dass die Öffnung einer wahren Schwimmblase auch an der ventralen Seite des Schlundes stattfinden kann“ und „dass die Einmündung der Schwimmblase in den Schlund an der dorsalen Seite rund um bis zur ventralen Mittellinie wandern kann.“

Dieser Schluss gewann mit der Zeit an Bedeutung durch weitere Kenntnis und Beobachtung der luftführenden Organe der Fische. Es zeigte sich nämlich, dass auch noch bei anderen Fischen, so bei den Cyprinoiden die Lage keine rein dorsale ist, sondern, wie hier, eine mehr seitliche; eine durchaus ventrale, sogar etwas nach rechts verschobene bei den Dipneusten, wenigstens was die Mündung anbelangt. Die luftführenden Organe der Dipneusten bilden gewissermassen ein Mittelglied zwischen den typischen Schwimmblasen der Fische und den Lungen der höheren Wirbeltieren. Sie haben mit beiden gewisse Merkmale gemein, so dass man noch immer nicht darüber im Klaren ist, wohin man sie eigentlich rechnen soll, ob zu den Lungen oder zu den Schwimmblasen. Das luftführende Organ von Ceratodus ist ein einheitlicher Sack mit dorsaler Lage wie z. B. die Schwimmblase von Lepidosteus — im Gegensatz aber zu dieser hat es, gemeinsam mit den eigentlichen Lungen, die ventrale Mündung seines Luftganges, der sich dann rechts um den Darm nach dessen Dorsalseite begibt. Bei Protopterus und Lepidosiren kommt noch hinzu, dass das ventral mündende aber dorsal gelagerte Organ doppelt ist, wie die Lungen, und die beiden Hälften nur durch das ventral vom Darm gelagerte Verbindungsstück, aus dem der Luftgang hervorgeht, miteinander in Verbindung stehen.

Bei Vergleichung der verschiedenen Verhältnisse und Modificationen der luftführenden Organe der Wirbeltiere hat man also, als ein Extrem das einheitliche, dorsal gelegene Organ mit dorsaler Mündung, wie bei der grossen Mehrzahl der Fische — als anderes Extrem das doppelte, ventral gelegene Organ mit ventraler Mündung, wie bei einem Fisch, Polypterus bichir und bei allen höheren Wirbeltieren, von den Amphibien an aufwärts. Dazwischen liegen eine Reihe von Mittelgliedern, so die seitlich gelegenen und einmündenden Schwimmblasen der Cyprinoiden und Erythrinen, das einheitliche und dorsal gelegene aber ventral mündende Organ bei Ceratodus, das ihm in allen Verhältnissen ähnliche aber doppelte von Protopterus und Lepidosiren. Dass solche Befunde eine Verwirrung in den Begriffen Schwimmblasen und Lungen nach alter Definition hervorrufen und die scharfe Grenzlinie verwischen mussten, die zur Zeit Müllers beide Organe trennte und für alle Zeiten zu trennen schien, ist klar, besonders nachdem der Beweis erbracht worden war, dass einerseits bei gewissen Fischen, so bei Gymnarchus, Amia ect. die Schwimmblase kaum oder nur in zweiter Linie ein hydrostatischer Apparat sei, sondern zur Atmung diene und wie eine Lunge functionire, während andererseits die Lungen gewisser niederer Amphibien in ihrer Funktion viel mehr die Bedeutung eines hydrostatischen wie eines respiratorischen Apparates haben. Bedeutsam war ferner die Tatsache, dass nach den Untersuchungen von Boas (7) bei Ceratodus das Organ im allgemeinen noch den Charakter einer Schwimmblase besitzt, indem es, während der Dauer der Kiemenfunktion, arterielles Blut aus feinen Arterien der letzten Kiemenvene empfängt, hingegen durch das gleiche Gefäss venöses Blut, sobald durch Irrespirabelwerden des Wassers die Kiemenfunktion aufhört und an deren Stelle durch Aufnahme von Luft die Lunge in Funktion tritt und den nötigen Sauerstoff mittels Gasaustausch in die Lungenvene und das Herz gelangen lässt. Eine noch grössere Annäherung an die Lungen ist bei Protopterus durch das Verhalten der grossen Gefässstämme erreicht, wodurch dem luftführenden Organ vorwiegend venöses Blut zugeführt wird, und die Kiemenatmung noch mehr wie bei Ceratodus zurücktritt, einen längeren Aufenthalt im Trockenen ermöglichend. — Ferner verlor der Einwand der Einheit der Schwimmblase im Gegensatz zur Lunge durch die Kenntnis der Dipneusten und

mancher Fische ebenfalls an Bedeutung, denn es fanden sich alle Übergänge von dem einheitlichen Organ zum doppelten. Bei Lepidosteus ist, nach Van der Hoeven (60) durch zwei von ihrer dorsalen und ihrer ventralen Wand gegeneinander vorspringende Septen, die Schwimmblase innen in eine rechte und linke, allerdings noch kommunizierende Hälfte geteilt, mit symmetrisch angeordneten Kammern. Bei dem einheitlichen Organ von Ceratodus ist nach Günther (27) und Spencer (56) das nämliche der Fall, so dass die Zweiteilung bei Protopterus nur als eine höhere Stufe der Entwicklung erscheint, nicht aber als etwas prinzipiell verschiedenes von Ceratodus; die bei letzterem schon innerlich vollzogene Teilung ist bei ersterem zu einer auch äusserlich sichtbaren fortgeschritten.

Durch das Bekanntwerden dieser verschiedenen Tatsachen wurde es immer schwieriger, eine genaue Definition beider Organe zu geben und festzustellen, wo man es mit dem einen, wo mit dem anderen zu tun habe. Sie brachten den früheren Gedanken allmählich wieder zum Durchbruch, dass doch direkte Beziehungen zwischen beiden Organen bestehen, nicht bloss eine äusserliche Analogie, die zu Konvergenz-Erscheinungen führte. Statt aber, wie die früheren Gelehrten, die Schwimmblase für eine verkümmerte Lunge zu erklären, suchte man in anderer Weise beide Organe aufeinander, oder auf eine gemeinsame Urform zurückzuführen und zwar waren es in erster Linie Boas (5) und Sagemehl (53).

Boas ging von der Annahme aus, dass die einheitliche, dorsal gelegene, dorsal mündende Schwimmblase von Lepidosteus die ursprünglichere Form sei, eine Annahme, von der er glaubte, dass sie kaum Widerspruch finden werde. Von dieser Form liessen sich die Lungen ableiten, und zwar durch die Annahme, dass mit der Zeit eine Teilung des Organs und seiner Mündung stattgefunden habe, worauf beide Hälften auseinander, und die Mündungen um den Darm herum rückten, jede um ihre Seite, um endlich ventral in der Mittellinie von neuem zu verschmelzen. Letzterer Zustand wurde durch die Schwimmblase von Polypterus und die Lungen der höheren Wirbeltiere repräsentiert. Für die ventral mündenden Lungen der Dipnoer brauche man sich nur vorzustellen, dass die dorsale Mündung der Schwimmblase sich rechts um den Darm nach der Ventralseite verlagert habe.

Gegen diese Theorie von Boas machte Sagemehl grosse Bedenken geltend, so vor allem den Mangel eines triftigen Grundes für die Spaltung und Wiedervereinigung des Schwimmblasenganges: die Schwierigkeit, ja Unmöglichkeit, die linksseitige Lage der Schwimmblase der Erythrinen und die ventrale der Dipneusten auf dieses Schema zurückzuführen; das Verhalten der Lungenarterien bei Ceratodus, die nach seiner Ansicht, im Gegensatz zu jener von Boas und Gegenbaur, direkt gegen eine ursprünglich dorsale Lagerung ihrer Lunge spräche.

Sagemehl stellte nun eine andere Theorie auf, bei welcher er das umgekehrte Verhältnis wie Boas als den Ausgangspunkt nahm, nämlich die doppelte, ventral gelegene und ventral mündende Schwimmblase von Polypterus. Diese stellt, nach seiner Auffassung, den ursprünglichen Zustand dar, aus welchem sich die Lungen der höheren Wirbeltiere direkt ableiten lassen, ebenso jene von Protopterus, Ceratodus, und Lepidosiren, durch die Annahme, dass diese sich dann sekundär rechts um den Darm dorsal verlagert hätten, bei Ceratodus unter Verlust der linken Lungenhälfte. Bei den eigentlichen Schwimmblasen habe hingegen die Verlagerung um die linke Seite des Darmes dorsalwärts stattgefunden, unter gleichzeitigem Verlust der rechten Lungenhälfte. Die Erythrinen würden demnach ein Zwischenstadium bei dieser Wanderung darstellen.

Die Verlagerung von ventral nach dorsal erklärt Sagemehl dadurch, dass die Schwimmblase ursprünglich eine andere Funktion hatte, die erst ganz allmählich zu einer hydrostatischen umgewandelt wurde und dadurch eine Verlagerung der Schwimmblase dorsalwärts unbedingt notwendig machte. Für die Verlagerung derselben in umgekehrter Richtung, wie sie Boas annimmt, kann er schlechterdings keinen vernünftigen Grund finden, und Boas führte auch keinen solchen an. Die ganze Theorie von Boas ist unleugbar im Nachteil gegen jene von Sagemehl, und entbehrt viel mehr wie diese eines sachlichen Beweismaterials. Er war sich dessen auch bewusst, nach seinen eigenen Worten zu urteilen: „die Schwierigkeit ist die, dass wir keine Übergangsstadien haben". Die Theorie von Boas erhielt auch später einen harten Schlag, durch den von Semon (55) erbrachten Nachweis, dass die dorsale Lage der Lunge von Ceratodus eine sekundäre sei, wie Sagemehl angenommen hatte, infolge Verlagerung von der Ventralseite her.

Gegen jede Möglichkeit einer Wanderung der Schwimmblasenmündung, und damit gegen jede ursprüngliche Beziehung von Schwimmblase und Lunge wandte sich Albrecht (1) auf das entschiedenste, indem er die Ansicht aussprach, dass das eine Organ eine dorsale, das andere eine ventrale Ausstülpung des Darmes sei und dass sie deshalb niemals etwas gemeinsames miteinander haben könnten. Die seitliche Lage der Schwimmblase der Erythrinen bestreitet er, nach seinen eigenen Untersuchungen. Darnach betrachtet er die Schwimmblase von Polypterus bichir als eine Lunge, mit jener der höheren Wirbeltiere verwandt, und durch eine unüberbrückbare Kluft getrennt von den Schwimmblasen der übrigen Fische. Letztere komme bei den Dioden und Tetraden neben den Lungen vor und erhalte sich, was hier der Curiosität halber mitgeteilt sei, als kleine dorsale, zwischen Oesophagus und Wirbelsäule befindliche Ausstülpung des Darmes noch beim Schweine und beim Menschen.

Die Möglichkeit einer Wanderung der Schwimmblase um den Darm bestreitet er vor allem aus dem Grund, dass die rechte Hälfte der Schwimmblase zur linken würde und umgekehrt, was eine Kreuzung der Gefässe zur Folge hätte. Dies ist allerdings ein Argument, das nicht ganz mit Unrecht geltend gemacht werden kann gegen die Theorien von Boas und Sagemehl. Dagegen bemerkte schon Renson (52) in seinen Antworten an Albrecht, dass man einer solchen Kreuzung der Gefässe keine grosse Bedeutung beizumessen brauche; beim nervus opticus der Pleuronectiden sei sie auch nicht beobachtet worden, und es stehe keineswegs fest, dass die Gefässe der Lungen die gleichen seien wie die der Schwimmblase, sondern die Lungengefässe und ihre Verteilung könnten sehr gut als Folge sekundärer Anpassung eben dieser Wanderung betrachtet werden. Zu der gleichen Frage bemerkte Gegenbaur (24) „Ob man bei der Beurteilung der Lage der Mündung des Luftganges und der bestehenden Veränderungen in den Blutgefässen den letzteren eine herrschende Bedeutung zumessen darf, erscheint mir deshalb unsicher, weil der Wert der Anpassung auch hier nicht ausser Acht bleiben darf“. Auch Göppert (25) äussert sich dahin, dass die Unterschiede in der Gefässversorgung eine geringe Bedeutung besitzen, und dies scheint bestätigt durch die vielen grösseren und kleineren Modifikationen, die man allein schon bei

den Fischen in der Versorgung und Verteilung der Gefässe ihrer Schwimmblase beobachtet. Für die Anpassungsfähigkeit der Gefässe an die Funktion des luftführenden Organes spricht ferner auch die Tatsache, dass bei Ceratodus ein und dasselbe Gefäss bald arterielles, bald venöses Blut führt, je nachdem das Organ mehr hydrostatisches, mehr respiratorisches Organ ist.

Zu welch falschen Schlüssen eine zu grosse Berücksichtigung der Gefässverhältnisse führen kann, ist aus der Tatsache ersichtlich, dass Gegenbaur (24), wie auch Boas, nach dem Verlauf der Gefässe in den Lungen von Ceratodus eine ventrale Entstehung derselben mit sekundärer, dorsaler Verlagerung für unmöglich hält, und aus dieser von ihm angenommenen, dorsalen Entstehung der Ceratoduslunge Schlüsse von prinzipieller Bedeutung zieht, die natürlich durch Semons Nachweis ihrer ventralen Entstehung hinfällig wurden.

Die Möglichkeit eines allmählichen Funktionswechsel und der damit in Verbindung stehenden, notwendigen Veränderungen der luftführenden Organe der Wirbeltiere lässt sich, nach all diesen Befunden, die eine so ausserordentliche Anpassungsfähigkeit der Schwimmblase einer-, der Lungen andererseits feststellten, nicht von der Hand weisen. Dieser Funktionswechsel hängt eng zusammen mit Veränderungen, die in der ganzen Organisation der niederen Wirbeltiere (Veränderungen der Kiemen, des Herzens, des Conus arteriorus, der Haut etc.) hervorgerufen wurden durch den Übergang derselben zum Landleben, und als Anpassungserscheinungen an letzteres aufgefasst werden müssen. Dieser einschneidenden Veränderung des Milieus folgte notwendig die Aufgabe der Kiemenatmung, an deren Stelle die Schwimmblase die Haematose übernehmen musste, als das hierzu am besten geeignete Organ — dadurch wurde sie allmählich zu einer richtigen Lunge umgewandelt, was aber natürlich nicht so schnell und leicht vor sich ging. „Indem, wie Boas (5) sagt, die Natur die Kiemenatmung aufgibt, indem sie sozusagen einen energischen Versuch macht, einen nur luftatmenden Wirbeltiertypus zu bilden, wird das ganze Circulationssystem wie von einer Katastrophe betroffen. Es muss ein langer Kampf geführt werden, um hier das Ziel zu erreichen, dass in den Körperarterien rein arterielles, in den Arterien des Atmungsapparates rein venöses Blut circuliert, ein Kampf, welchen wir innerhalb der Amphibien in verschiedenen

Formen treffen und der noch bei Reptilien fortgesetzt wird, bis er endlich sein Ziel in den Vögeln und Säugetieren vollkommen erreicht".

Nach Mark (36) kann man sich diesen Funktionswechsel so denken, dass erst der eine Komponent der Atmung, die Oxydierung, auf die Schwimmblase, die er die „prospektive Lungs" nennt, übertragen wurde, während die Kiemen noch die der Ausatmung der Kohlensäure behielten, ein Zustand den er bei genauer Untersuchung für Lepidosteus zutreffend fand. Beim Übergang zum Landleben hätten die Kiemen auch diese Funktion an die Schwimmblase abgegeben, die dadurch zu einer eigentlichen Lunge wurde.

Eisig (22) hingegen fand die Umwandlung eines einseitig hydrostatischen Apparates in einen einfach respiratorischen schwer vorstellbar, während man wohl einsehen könne, wie beide, in divergenter Tendenz, sich aus einem anderen, die beiden einseitig ausgebildeten Funktionen bis zu einem gewissen Grad vereinigenden Organe heraus entwickelt haben können. Dieses ursprüngliche Organ denkt er sich, der Anneliden Schwimmblase ähnlich, vor allem von hydrostatischer Bedeutung, aber auch als Gasreservoir dienend, das dann, unter Umständen, zur Atmung benutzt werden könne. Balfour schloss sich dieser Auffassung an, die sich mit der Theorie von Sagemehl sehr gut vereinigen lässt.

Wenn auch heutzutage die Mehrzahl der Gelehrten zu der Ansicht neigen, dass beide Organe, die Schwimmblase und die Lungen, direkte Beziehungen zueinander haben und sich auf eine gemeinsame Urform zurückführen lassen, eine Ansicht, die durch die morphologischen, anatomischen und physiologischen Befunde sehr bestärkt wird, einen positiven Beweis dafür zu erbringen ist bisher noch nicht gelungen, und handelt es sich noch immer nur um Vermutungen und Hypothesen. „Die Phylogenie der Lunge ist noch eine offene Frage", sagte 1901 Gegenbaur mit Recht, trotz der vielfachen Versuche der vergleichenden Anatomie dieses Problem zu lösen. Eine Lösung dürfte am ehesten durch umfangreiche, vergleichend entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, die zur Zeit noch vollständig fehlen, erwartet werden, und muss die Beantwortung der Frage nach den Beziehungen beider Organe zueinander auf rein anatomischer

Basis zum mindesten als voreilig bezeichnet werden. Schon Baer wies 1835 auf den Wert der Entwicklungsgeschichte für diese Frage hin, „denn wenn wir ein Organ bis zu seinem Werden verfolgen und untersuchen, aus welchem Fundamentalorgan es hervorwächst, so erkennen wir unmittelbar das, was man in neuerer Zeit die organische Bedeutung der Teile der verschiedenen Organismen genannt hat.“ Was wir bis jetzt in dieser Hinsicht besitzen, sind mehr spezielle Arbeiten, die die eine oder andere Frage, z. B. die Entwicklung der Schwimmblase eines bestimmten Fisches untersuchen, ohne sie jedoch in direkten Zusammenhang und Vergleich zu bringen mit jenen anderer Fische, und ohne den besonderen Fragen und Ergebnissen eine mehr allgemeine und prinzipielle Bedeutung zu geben.

Meine Untersuchungen sollen ein kleiner Beitrag hierzu sein und zugleich eine Ergänzung meiner Untersuchungen über die Lungen der höheren Wirbeltiere (40). Mit der Zeit beabsichtige ich weitere Beiträge zu liefern, so wie ich in den Besitz von neuem und geeignetem Material bin. Vielleicht gelingt es auch einmal zufällig, Material mit für diese Fragen besonders günstiger Schwimmblasen-Entwicklung zu finden, ebenso wie die Hoffnung nicht ausgeschlossen ist, bei irgend einem Selachier ein Organ, vielleicht von drüsenähnlicher Beschaffenheit anzutreffen, das als erste Anfänge einer Schwimmblase angesehen werden muss.

Eigene Untersuchungen.

Die Entwicklung der Schwimmblase wurde von mir bei sechs verschiedenen Fischarten untersucht, die nach den Verhältnissen ihrer Schwimmblasen in drei Gruppen eingeordnet werden können:

Gruppe I: Die Schwimmblase liegt dorsal über dem Darm und mündet dorsal in diesen ein; sie ist sanduhrförmig eingeschnürt. Der lange, enge Ductus pneumaticus mündet in die caudale Blase: Rhodeus und Karpfen.

Gruppe II: Die Schwimmblase ist ein langer, schmaler Sack, etwas links neben dem Darm gelegen und mit weiter Öffnung etwas links dorsal in diesen einmündend: Huchen, Salm, Bachforelle.

Gruppe III: Im Gegensatz zu den anderen zwei Gruppen ist die dorsal gelegene Schwimmblase, die einen weiten, einheitlichen Sack darstellt, ohne Verbindung mit dem Darm, sie entbehrt also eines Luftganges: Stichling.

Was die angewandte Untersuchungsmethode anbelangt, so wurde bei möglichst vielen verschiedenen, im Alter naheliegenden Stadien jeder Art die Schwimmblase herauspräpariert, so weit es die Kleinheit des Objektes gestattete, und in toto unter dem Mikroskop nach Aufhellung untersucht; ferner wurden die Embryonen sagittal und transversal geschnitten, und die gefärbten Schnitte mikroskopisch untersucht, um dadurch einen genauen Einblick in die verschiedenen Lagebeziehungen der Schwimmblase zu anderen Organen, vor allem zum Darm und der Chorda zu gewinnen.

Die Frage nach der allerersten Anlage der Schwimmblase, ob zuerst eine Bindegewebsverdickung am Darm stattfinde, in die sich dann das Epithel ausstülpt oder ob die Ausstülpung des letzteren das primäre ist, blieb unberücksichtigt, teils weil hier nicht von direktem Interesse, teils aus Mangel an geeignetem Material.

I. Gruppe: Rhodeus und Karpfen.

Rhodeus amarus.

Embryonen von 4—5 mm besitzen einen mächtigen Dottersack, der die Entwicklung der Organe, vor allem von Darm und Leber, nach der Seite hin und zwar nach der linken zur Folge hat, da ventral der Raum zu gering und der Widerstand zu gross ist. Die Schwimmblase ist bereits angelegt und geht als enger Kanal, der sich distal zur eigentlichen Schwimmblase erweitert, dicht unter dem Vornierenglomerulus r e c h t s vom Darm ab. Auf Querschnitten stellt sich der Abgang vom Darm als ein Längsspalt (Taf. XXII, Fig. 1) dar, der sich auf mehreren Schnitten verfolgen lässt. Dann löst sich die Schwimmblase, oder eigentlich der Luftgang vom Darm ab, mit dem er durch einen schmalen Bindegewebsstreifen, der von seiner Ventralseite zur Dorsalseite des Darmes zieht, in Verbindung bleibt, und zieht, i m m e r r e c h t s neben dem Darm gelegen, als enges Rohr kaudalwärts (Taf. XXII, Fig. 2), wo er von der Ventralseite etwas links in die Schwimmblase übergeht (Taf. XXII, Fig. 3).

Die Schwimmblase selbst ist, wie auf Längsschnitten ersichtlich (Taf. XXII, Fig. 4), ein langer, schmaler Sack, der cranialwärts eine, auf diesem Stadium bereits sehr stark entwickelte Knospe getrieben hat, welche unter dem Vornierenglomerulus zu

liegen kommt. Direkt unter ihrem Abgang befindet sich die Einmündung des Luftganges.

Was die histologischen Verhältnisse anbelangt, so findet sich in der Schwimmblase selbst wie auch im Luftgang das gleiche, hohe Cylinderepithel, das der Darm aufweist, und mit welchem es in continuierlichem Zusammenhang steht. Das Epithel ist von einer dicken Bindegewebslage umhüllt, welche noch keine Sonderung in Schichten erkennen lässt, sondern ganz aus zelligen Elementen embryonalen Charakters besteht. Diese Lage ist weniger dick um die caudale Blase wie um die craniale, die sich deutlich als eine Knospe der ersteren darstellt.

Die relative Lage von Darm und Schwimmblase ist also, was auch mit der Beobachtung Jungersens (33) stimmt, eine ganz andere wie die definitive, jedoch muss beachtet werden, dass die Schwimmblase trotzdem median liegt, d. h. sie befindet sich von Anfang an unter der Chorda, wenn auch bei 4 mm noch etwas links, so bei 5 mm schon direkt in der Mitte. Der Darm liegt links neben ihr, während er cranialwärts von der Schwimmblase fast in der Medianlinie ist; durch das Wachstum der Schwimmblase, die sich rechts vom Darm anlegt, wird dieser gewissermassen aus seiner medianen Lage nach links gedrängt, wo sich auch die mächtige Leber befindet, der eine ventrale Entwicklung infolge der grossen Dottermasse nicht möglich war.

Auf dem folgenden Stadium von 6 mm hat die Dottermasse abgenommen, wodurch Leber und Darm etwas mehr Raum erhalten und nicht mehr so fest an die dorsale und seitliche Leibeswand gepresst sind, sondern mehr Leibeshöhle dazwischen sichtbar wird. Mit dieser Raumgewinnung scheint der Darm eine ganz kleine Drehung um seine Achse vollzogen zu haben, was daraus hervorgeht, dass der Luftgang nun nicht mehr ganz nach der rechten Seite, sondern mehr dorsalwärts von ihm abgeht (Taf. XXII, Fig. 5). Dies wird noch deutlicher, wenn man das Verhältnis der Abgangsstelle des Luftganges am Darm zum Mesenterium auf diesem Stadium mit jenem auf dem vorigen Stadium vergleicht (Taf. XXII, Fig. 5 mit Fig. 1). Dementsprechend liegt anfangs auch der Luftgang, wenn er sich vom Darm abgelöst hat, etwas über diesem, nach rechts zu (Taf. XXII, Fig. 6). Die Schwimmblase selbst liegt allerdings noch ganz rechts neben dem Darm (Taf. XXII, Fig. 7).

Die craniale Knospe der Schwimmblase hat sich sehr stark entwickelt, und ist nun fast ebenso gross wie die eigentliche Schwimmblase, die jetzt nur noch als die grössere caudale Blase erscheint (Taf. XXII, Fig. 8). Beide stehen durch einen engen Kanal miteinander in Verbindung und könnte man im ersten Augenblick an eine hier erfolgte Einschnürung denken. Der Vergleich jedoch mit vorhergehenden Stadien lehrt (Taf. XXII, Fig. 4), dass im Gegenteil auch hier eine Ausdehnung des Binnenraumes stattgefunden hat, jedoch in viel geringerem Masse wie in den zwei Blasen. Die Ursache hierfür ist wahrscheinlich zu suchen in einer Verdickung des Bindegewebes, die auf jungen Stadien (Taf. XXII, Fig. 4) beobachtet wurde, über der eigentlichen Schwimmblase an der Stelle, wo sie die craniale Knospe entsandte. In dieses verdichtete Bindegewebe, das sich an dieser Stelle einer Ausdehnung der Schwimmblase entgegensetzt, wächst bald die Vorniere hinein und umgibt sie wie ein Hufeisen von oben, während von der Ventralseite die Leber ebenfalls vorwächst zwischen beide Blasen und an dieser Stelle die Ausdehnung verhindert. Man könnte, um die Sache deutlich zu machen, von einem Wettlauf sprechen zwischen der Schwimmblase und den Nieren resp. der Leber. Letztere besetzten den Platz zuerst, da ja die craniale Knospe erst spät angelegt wurde, und waren deshalb Herr der Situation, d. h. konnten sich ausdehnen, während an dieser Stelle, der Verbindungsbrücke beider Blasen, die Schwimmblase eng bleiben musste. Im übrigen Bereich der Schwimmblase sind die Nieren sehr in der Entfaltung behindert, und fast ganz auf den Vornierengang reduziert, während sie cranial und kaudal von dieser stark entwickelt sind, wie an späteren Stadien besser sichtbar. Da die craniale Blase, bei ihrer Entfaltung cranialwärts, durch den Vornierenglomerulus gehemmt wird, vergrössert sie sich hauptsächlich caudalwärts, und schiebt dadurch die caudale Blase immer mehr nach hinten, wodurch der Luftgang gedehnt wird und eine starke Verlängerung erfährt.

Das Epithel der Schimmblase hat sich, Hand in Hand mit der starken Erweiterung des Binnenraumes, abgeplattet zu einem mehr cubischen Epithel, während der enge Verbindungsgang beider Blasen noch ein hohes Cylinderepithel (Taf. XXII, Fig. 8) besitzt, dies beweist, nach den Ausführungen in meiner Arbeit über die Lungen (40), dass sich an dieser Stelle der Hohlraum und damit auch das Epithel

nicht auszudehnen vermochten, im Verhältnis zur Vermehrung des Letzteren, infolge Widerstandes der umgebenden Gewebe, wodurch sich seine Zellen gegeneinander abplatten mussten, um Raum zu gewinnen. Im Luftgang entspricht das Epithel noch dem des Darmes.

In den folgenden Stadien tritt eine rasche Resorption des Dotters und starke Entwicklung der Schwimmblase zutage, mehr wie sie eigentlich zu erwarten wäre, nach dem allgemeinen Wachstum des Embryo. So ist schon bei einem Embryo von 7 mm, wie aus einem Längsschnitt (Taf. XXIII, Fig. 13) ersichtlich, die Schwimmblase sehr gross geworden und ihre Wand zeigt eine deutliche Differenzierung in verschiedene Lagen. Durch das Schwinden des Dotters ist offenbar ein starkes Hindernis für die Entwicklung der einzelnen Organe beseitigt worden. Es hat zugleich auch eine Verschiebung des Darmes von links nach rechts stattgefunden, so dass er bei diesem Stadium (Taf. XXIII, Fig. 9) schon seine normale Lage unter der Chorda und unter der Schwimmblase einnimmt. Mit dieser Verschiebung ist die, bei dem Embryo von 6 mm beobachtete Drehung des Darmes um seine Achse fortgeschritten, so dass der Abgang des Ductus pneumaticus allmählich dorsal und schliesslich etwas auf die linke Seite zu liegen kommt, was einer Drehung von über 90 Grad entspricht. Bei seinem Abgang beschreibt der Luftgang einen leichten Bogen ventralwärts, und wendet sich dann, wie sich auf Querschnitten verfolgen lässt, in seinem caudalen Verlauf allmählich zur Dorsalseite (Taf. XXIII, Fig. 10) um schliesslich ventral, etwas von links bei einem Embryo von 7—10 mm in die caudale Blase einzumünden, während diese Mündungsstelle bei älteren Embryonen sogar etwas rechts zu liegen kommt. Es hat somit wenn auch nur in sehr geringem Masse, die Schwimmblase ebenfalls eine Drehung um ihre Achse erfahren, und zwar in der nämlichen Richtung wie der Darm, von rechts nach links, vom Kopf aus gesehen, in der Richtung des Uhrzeigers, so dass eine gegenseitige Verschiebung der Abgangs- und Einmündungsstelle des Luftganges stattgefunden hat.

Ob es sich tatsächlich hier um eine Drehung des Darmes und der Schwimmblase um ihre Achsen handelt, oder nur um eine Pendelbewegung infolge Schwindens des Dotters — die Frage lässt sich nicht so leicht lösen und verweise ich für die

näheren Ausführungen auf den Schluss, behalte aber jetzt vorläufig, der Einfachheit halber, die Bezeichnung „Drehung" bei.

Am Luftgang fällt, dicht bei seinem Abgang vom Darm, eine kleine, dorsal gelegene Knospe auf (Taf. XXIII, Fig. 9) die sehr an den Abgang beider Bronchien von der Trachea erinnert. Sie verschwindet bald, während die ihr gleichwertig erscheinende Ventralknospe der eigentliche Luftgang ist. Dieser hat eine ganz bedeutende Länge erreicht, durch die starke Entwicklung der cranialen Blase, die bei diesem Stadium (Taf. XXIII, Fig. 13) an Grösse der caudalen fast gleich kommt, in den nächsten Stadien sie aber sehr überholt (Taf. XXIII, Fig. 16), sodass letztere fast nur noch als ein Anhang der cranialen Blase erscheint. Die mächtige Entwicklung der Nieren und der Leber zwischen beiden Blasen geht sowohl aus Querschnitten, in der Gegend der Einschnürungsstelle der Schwimmblase (Taf. XXIII, Fig. 11), wie auch aus Längsschnitten (Taf. XXIII, Fig. 13 u. 16) hervor. Deutlicher noch ist sie bei Frontalschnitten, wie z. B. bei dem ziemlich dorsalen, auf Taf. XXIII, Fig. 17 abgebildeten. Man sieht, wie die Vornieren in der Gegend der beiden Blasen sehr reduziert sind, fast nur auf den Gang, wie aus Querschnitten (Taf. XXIII, Fig. 10) ersichtlich, während sie in der Gegend des Verbindungsstückes beider Blasen zwischen sie hineingewachsen und dorten hufeisenförmig verschmolzen sind. Ganz ähnlich ist das Bild mehr ventralwärts, wo in gleicher Weise die Leber vorgewachsen ist, wodurch also der freie Raum für die Schwimmblase ein relativ sehr geringer ist.

Die noch bei einem Stadium von 6 mm ganz einheitliche Wand der Schwimmblase hat bei einem solchen von 7 mm eine bedeutende Differenzierung und zum Teil höchst merkwürdige Veränderung erfahren. Leider ist es mir, trotz mancher Bemühungen, nicht gelungen, Übergangsstadien dieser Veränderungen zu finden. Das Epithel hat ein ganz auffallendes Aussehen erhalten, durch eine Art körnige Infiltration seiner Zellen. Es stellt nun eine ziemlich homogene, teilweise körnige Masse von bedeutender Dicke dar, in welcher einzelne, etwas verzweigte Linien, wahrscheinlich Reste der Zellmembranen, sichtbar sind. Gegen den sehr verkleinerten centralen Hohlraum zu, ist diese Masse abgegrenzt durch ein cuticulaartiges Häutchen mit dunklen Punkten. Die caudale Blase hat eine weniger dicke Wand wie

die craniale, es lässt sich an dieser nur eine äussere dicke Schichte von mehr cirkulär verlaufenden Bindegewebsfasern erkennen, die durch zahlreiche dunkle Körnchen, wahrscheinlich die Kerne des Epithels, von letzterem getrennt sind. (Taf. XXIII, Fig. 12). Bei der cranialen Blase hingegen fehlt diese Lage Körnchen und grenzt direkt an das veränderte Epithel (Taf. XXIII, Fig. 10) eine nicht sehr dicke Lage cirkulär verlaufender Bindegewebsfasern auf die eine Schichte lockeres, spärliches Bindegewebe folgt, das nach aussen von einer zweiten Lage cirkulär verlaufender Bindegewebsfasern begrenzt ist. Jede Spur eines Mesenteriums fehlt. Das die Schwimmblase überziehende Peritoneum ist äusserst dünn und nur stellenweise zu unterscheiden.

Bei einem Embryo von 8,5 mm ist das Verhalten der Schwimmblasenwand noch das gleiche: bei 9 mm hat abermals eine bedeutende Veränderung der Wand stattgefunden, also eben so rasch wie die vorige. Jede Spur dieses merkwürdig infiltrierten und veränderten Epithels, das noch am ehesten an die ebenfalls dem Untergange geweihte Schmelzkappe bei der Entwicklung der Zähne erinnert, ist verschwunden unter bedeutender Erweiterung und Verdünnung der Wand, die bei der caudalen Blase (Taf. XXIII, Fig. 15) schon ausserordentlich dünn ist, so dass sich an ihr nur schwer einzelne Schichten unterscheiden lassen, und von dem Epithel scheinbar nur eine feine Cutikula übrig geblieben ist, welche an der cranialen Blase (Taf. XXIII, Fig. 14 u. 16) leichter konstatiert werden kann, da letztere von dem eigentlichen äusseren Bindegewebsstratum noch durch ganz lockeres, spärliches Bindegewebe getrennt ist. Nähere Untersuchungen über diese mir nicht recht verständlichen Verhältnisse, die sich auch bei verschiedenen Konservierungs- und Färbemethoden immer gleich darstellten, würden wohl bald Aufklärung bringen, lagen aber nicht im Rahmen dieser Arbeit.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung überholt die craniale Blase, die ja ursprünglich nur eine Knospe der caudalen war, letztere bedeutend an Grösse und dürfte dies damit erklärt werden, dass sie von Anfang an in dickeres Bindegewebe eingebettet war, also gewissermassen mehr Baumaterial hatte, um sich zu vergrössern. So sehen wir noch bei Stadien von 10 und 12 mm, dass ihre Wand bedeutend dicker ist, wie jene der caudalen Blase, welche daher früher auf ein langsames Wachstum, das nur auf

der Vermehrung der einzelnen Zellen beruht, angewiesen ist. Beim Karpfen werden wir, jedoch auf anderem Wege, zu dem gleichen Resultat einer grossen cranialen und einer kleinen caudalen Blase gelangen.

Karpfen.

Die ersten Angaben über die Entwicklung der Cyprinoiden stammen von Born (9) 1825. Zehn Jahre später untersuchte sie Baer (4). Die Entwicklung der Schwimmblase ist, nach Baers Beschreibung, eine ganz merkwürdige, und veranlasste ihn in erster Linie zu seiner ganzen Auffassung der Schwimmblase als eines Organs sui generis, das mit der Lunge in keinem Zusammenhang steht. Nach seinen Beobachtungen entsteht die caudale Abteilung der Schwimmblase der Cyprinus-Arten als eine Ausstülpung des vorderen Teiles des Darmes, und diesem Schwimmblasenteil seien alle, einen grossen Teil der Bauchhöhle einnehmenden und mit einem Ausführungsgang in den Speisekanal versehenen Schwimmblasen der anderen Fische identisch. Die vordere Blase hingegen entsteht ganz unabhängig von der eigentlichen Schwimmblase, nach seiner Vermutung als eine Verlängerung des Ohrs, die erst viel später mit der hinteren Blase in Verbindung tritt. Daran knüpft Baer folgende Hypothese: „die Schwimmblasen der Fische, zum pneumatischen Apparate gehörig, sind wenigstens zweifacher Art: die eine ist der Eustachischen Röhre und der Paukenhöhle der Lungentiere analog, die andere ist zwar eine Ausstülpung aus dem Speisekanale, hat aber mit den Lungen der höheren Tiere nur eine allgemeine Analogie, ist vielmehr ein Rumpf-Sinus, dessen Hauptwirkung die sein muss, den Leib des Fisches spezifisch leichter zu machen, wenn auch ein Einfluss auf die Umänderung des Blutes zugleich sich findet.

Auch aus Borns (9) Untersuchungen ging der getrennte Ursprung beider Blasen hervor.

Meine Untersuchungen haben gezeigt, dass im grossen und ganzen die Entwicklung der Schwimmblase des Karpfen die gleiche wie die bei Rhodeus ist. Die eigentliche Schwimmblase, die später zur caudalen Blase wird, entsteht, was auch mit den Angaben Baers übereinstimmt, aus der rechten Seite des Verdauungskanals; allmählich findet eine Verschiebung und Verlagerung, genau wie bei Rhodeus, statt, wie auf Taf. XXIV, Fig. 22 ersichtlich, wo der Darm sich schon unter Chorda und Schwimm-

blase verschoben und dermassen gedreht hat, dass der Luftgang mehr links abgeht. Dieses Stadium von 11 mm entspricht also einem von Rhodeus von 6 mm. Der Luftgang beschreibt dann einen Bogen dorsalwärts und mündet, nicht sehr weit unter dem Vornierenglomerulus, von der Ventralseite, etwas links in die Schwimmblase, die auf diesem Stadium schon recht gross und weit ist (Taf. XXIV, Fig. 23) und cranialwärts eine Knospe getrieben hat, genau wie bei Rhodeus, nur dass sie hier später angelegt wird. Diese Knospe wird später zur cranialen Blase. Sie allein besitzt noch hohes Cylinderepithel, wie auch auf ihrem Querschnitt (Taf. XXV, Fig. 22) ersichtlich, und ziemlich dichtes Bindegewebe, also viel Baumaterial, während das Epithel der eigentlichen Schwimmblase schon ganz abgeplattet und das umgebende Bindegewebe sehr locker und spärlich ist. Auffallend ist die verhältnismässig grosse Zahl Blutgefässe, die sich hier, meist dicht unter dem Epithel, befinden, wie auf dem Querschnitt (Taf. XXV, Fig. 24) ersichtlich. Auf den folgenden Stadien hat die Drehung des Darmes um seine Achse und dementsprechend die Verlagerung des Abganges der Schwimmblase nach links noch etwas zugenommen. Der Ductus pneumaticus beschreibt nun auch hier (Taf. XXIV, Fig. 25) wie bei Rhodeus (Taf. XXII), eine leichte Krümmung ventralwärts und gibt ebenfalls zwei Knospen ab, eine dorsale und eine ventrale, welch erstere klein ist, letztere aber der eigentliche Schwimmblasengang, der in seinem caudalen Verlaufe einen dorsalen Bogen beschreibt und bei 12 mm schon ganz ventral in die Schwimmblase einmündet, die somit ebenfalls eine leichte Drehung um ihre Achse beschrieben hat. Auf diesen und den folgenden Stadien vergrössert und erweitert sich die craniale Blase ausserordentlich, wie auf Längsschnitten (Taf. XXIV, Fig. 28) ersichtlich, und schiebt dabei, da sie cranialwärts durch die Vornierenglomerulus gehemmt ist, die caudale Blase immer mehr abwärts, wobei der Luftgang eine bedeutende Verlängerung erfährt. Das starke Zurückbleiben der caudalen Blase, im Verhältnis zur cranialen, von welcher sie bald nur noch einen Anhang zu bilden scheint, hat ihre Ursache nicht allein wie bei Rhodeus, in der von Anfang an sehr geringen Menge Bindegewebe, sondern mehr noch in der grossen Zahl Blutgefässe, die sich in ihrer Wand (Taf. XXIV, Fig. 27), von der Abgangsstelle der cranialen Blase an, befinden. Diese Blutgefässe wirken der Ausdehnung

des Binnenraumes, und damit der ganzen Blase, hemmend entgegen. Es ist der gleiche Prozess, der bei den Lungen zur Septenbildung führt, welch letztere nur eine lokale Hemmung in der Ausdehnung der Wand ist, während diese bei der Schwimmblase nicht lokalisiert, sondern allgemein ist, da die Blutgefässe ziemlich gleichmässig über die ganze caudale Blase verteilt sind. Der cranialen Blase fehlen sie fast vollständig (Taf. XXV, Fig. 26) und steht ihrer starken Ausdehnung daher nichts im Wege.

Nieren und Leber verhalten sich wie bei Rhodeus, d. h. sie sind in der Gegend der grossen, cranialen Blase sehr klein, in der Gegend der caudalen Blase, wo sie mehr Raum haben, sehr gross; von einem Einwachsen beider zwischen die Blasen habe ich hingegen nichts beobachtet. Die Einschnürung zwischen beiden Blasen, die auch hier nur ein Zurückbleiben in der Ausdehnung ist, hat ihre Ursache einesteils in einer Verdichtung des Bindegewebes an dieser Stelle, wie bei Rhodeus, andererseits an den hier schon reichlichen Blutgefässen, die eine Erweiterung an dieser Stelle verhindern.

Diese Beobachtungen über die Entwicklung der Schwimmblase des Karpfen, die durch die neuen, so vervollkommneten Untersuchungsmethoden möglich waren, stimmen nicht mit denen Baers (4) überein, womit auch seine hieran geknüpften Hypothesen hinfällig werden. Die Schwimmblase von Karpfen entsteht genau wie jene von Rhodeus als ein einheitliches Gebilde, ohne ursprüngliche Verbindung mit dem Ohr, und zwar erscheint, was mit Baers Beobachtung stimmt, die caudale Blase als die eigentliche, durch direkte Ausstülpung des Darmes entstandene Schwimmblase, die craniale Blase hingegen, im Gegensatz zu seinen Angaben, als eine sekundäre Bildung der ersteren.

II. Gruppe:

Salmo, Huchen, Bachforelle.

Diese drei Fische zeigen so ziemlich die gleiche Entwicklung ihrer Schwimmblase. Sie entsteht, wie schon Corning (16) für Salmo und Stricker (58) für die Bachforelle nachgewiesen haben, etwas abweichend von den Angaben Vogts (61) als eine dorsale, manchmal sogar etwas nach rechts gerichtete Ausstülpung des Darmes, rechts von der Medianlinie, da dieser infolge der grossen Dottermasse nach rechts verschoben ist (Taf. XXV, Fig. 29),

im Gegensatz zu Rhodeus und Karpfen. Mit der allmählichen Resorption des Dotters findet eine Drehung des Darmes um seine Achse statt in der Weise, dass der Abgang des Ductus pneumaticus auf die linke Seite, unter die Chorda, zu liegen kommt (Taf. XXV, Fig. 30). Er zieht dann in gerader Richtung caudalwärts und erweitert sich allmählich zur Schwimmblase, die als seine direkte Verlängerung erscheint (Taf. XXIII, Fig. 18) und ebenfalls links neben dem Darme unter der Chorda liegt (Taf. XXV, Fig. 30); beide sind anfangs von hohem Cylinderepithel ausgekleidet, und mit dickem Bindegewebe von embryonalem Charakter umgeben, wie der Darm. Makroskopisch gesehen, stellt die ganze Schwimmblase ein mehr keulenförmiges Säckchen dar, das vom Darm abgeht und direkt über dem dorsalen Pankreas liegt, das als ein ovaler Höcker am Darm kenntlich ist. Bei dem Stadium von 10 mm sitzt am Luftgang ein kleines, dorsal gerichtetes Bläschen, ähnlich dem bei Rhodeus und Karpfen beobachteten. Es ist auch später noch sichtbar.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung schiebt sich der Darm gegen die Medianlinie zu, unter die Chorda. Die Schwimmblase behält ihre Lage links vom Darm bei (Taf. XXV, Fig. 32), die, wie schon Stricker (58) nachwies, infolge Verlagerung erlangt wurde, wird jedoch etwas links von der Chorda geschoben. In ihrem caudalen Teile ist das Bindegewebe sehr locker und spärlich (Taf. XXV, Fig. 34) und hat sie sich dementsprechend sehr ausgedehnt, unter Verdünnung ihrer Wand und Abplattung des Epithels, das aus einem Cylinderepithel zu einem ganz flachen Epithel geworden ist. Nur an den beiden Seiten ist etwas mehr Bindegewebe vorhanden und dorten auch das Epithel, das hier mehr Widerstand gegen seine Ausdehnung in die Fläche findet, etwas höher (bei *). Am proximalen Ende ist hingegen eine dicke und dichte Lage Bindegewebe unter dem Epithel (Taf. XXV, Fig. 33), die nach aussen noch von einer lockeren Lage umgeben ist. Hier ist dementsprechend auch das Epithel hoch und gewissermassen in Falten gelegt die wie junge Septen aussehen, tatsächlich aber kleine centripetale Ausstülpungen des Epithels sind. Auf Längsschnitten (Taf. XXV, Fig. 35 u. 36) kann man genau verfolgen, wie mit der Menge und Dichte des Bindegewebes die Höhe des Epithels und diese lokalen Ausstülpungen schwinden. Diese lokalen Ausstülpungen, in denen das Epithel ein typisches Sprossungs-

epithel wird, wie ich es in meiner Lungenarbeit beschrieben und in seinen Ursachen erklärt habe, entsprechen genau den sogen. primären Lungenbläschen bei der Entwicklung der Lunge und entstehen aus der nämlichen Ursache: dadurch dass das Epithel sich nicht, seiner Vermehrung entsprechend, in der Fläche auszudehnen vermag, infolge äusseren Widerstandes, und so zur Bildung von hohem Sprossungsepithel mit darauffolgender Ausstülpung gezwungen ist. Die Entwicklung der Schwimmblase vom Huchen, die eine grosse Anzahl Längsfalten bildet, gibt sehr deutliche Bilder dieses Sprossungsprozesses (Taf. XXIII, Fig. 19 und 20). Besonders bei starken Vergrösserungen erkennt man gut, (Taf. XXIII, Fig. 21) dass kein prinzipieller Unterschied vorhanden ist zwischen einem primären Bläschen bei der Schwimmblase und einem solchen bei der Lunge. Auch bei ersterer war das Epithel immer nur einschichtig und die Kerne in der Nähe des centralen Hohlraumes gelegen bei der Teilung, wie dies bei der Lungenentwicklung die Regel ist. Jedoch die dunklen, keilförmigen Zellen und Kerne, die in der embryonalen Lunge zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen eingelagert sind, finden sich nirgends bei den von mir untersuchten Stadien, was mich in der Vermutung bestärkt, dass sie bei der Lunge in Beziehung zur Muskulatur stehen, die ja bei dieser Schwimmblase sehr gering ist.

III. Gruppe.

Stichling.

Leider fehlten ganz junge Stadien zur Untersuchung. Bei den Jüngsten von 7 mm war die Entwicklung der Schwimmblase schon ziemlich vorgeschritten und entsprach ungefähr dem (Taf. XXIV, Fig. 22) von Karpfen abgebildeten. Der Dottersack war ganz resorbiert, der Darm lag schon in der Mittellinie unter der Chorda, ganz dorsal ging der Ductus pneumaticus ab, vollständig umgeben von der mächtigen Leber und dem dorsalen Pankreas. Er mündete von der Ventralseite in die Schwimmblase ein und zwar nahe an ihrem cranialen Ende. Sie lag ganz dorsal, war schon sehr weit und gab eine ganz kleine Knospe gegen den Kopf zu ab, genau wie beim Karpfen. Diese Knospe ging gerade über der Einmündungsstelle des Luftganges in die Schwimmblase ab, und lag direkt unter dem Vornierenglomerulus. Auf

den folgenden Stadien war die schon vorher sehr kleine Knospe verschwunden, und obliterierte auch allmählich der Luftgang und zwar von der Schwimmblase an gegen den Darm zu, bis er schliesslich ganz verschwand und die Schwimmblase nur noch einen geschlossenen, weiten, dorsal gelegenen Sack darstellte.

Offenbar ist es vor allem ihr cranialer Teil der sich entwickelte, und dadurch den caudalen immer mehr nach abwärts schob, denn die Mündung des Schwimmblasenganges kam immer mehr caudal zu liegen, unter gleichzeitiger, starker Verlängerung des Ganges, der dabei immer dünner wurde, bis er zu obliterieren begann und schliesslich verschwand.

Wenn auch eine Verlagerung und Drehung bei diesen Stichling-Embryonen, die den Dotter schon verloren hatten, nicht beobachtet wurde, ist die Annahme doch naheliegend, dass sie bei jüngeren Stadien stattfindet, wie bei Rhodeus, Karpfen und den Salmoniden, da bei ihnen dieser Prozess vor der Dotterresorption vollzogen wird.

Schluss.

Überblickt man die vorliegenden Untersuchungen, so ist wohl das interessanteste Ergebnis, die gegenseitigen Verschiebungen und Verlagerungen von Darm und Schwimmblase, wie sie auch schon von anderen, so von Corning (16) und Stricker (58), ebenso von Jungersen (33) und Piper (49) beobachtet wurde, ohne dass diese ihnen eine weitere Beachtung schenkten. Es wurde eine doppelte Bewegung des Darmes von mir festgestellt, einmal eine Verschiebung von der Seite her und zwar von der linken bei Karpfen, Rhodeus etc., von der rechten bei den Salmoniden gegen die Mittellinie zu unter die Chorda — dann eine „Drehung“ des Darmes um seine Achse, durch welche der Abgang des Ductus pneumaticus vom Darm bei den einen von der rechten nach der Dorsalseite, etwas nach links zu, bei den anderen von der Dorsalseite nach links verlagert wurde.

Diese letztere Bewegung könnte auch, wie ich schon in meinen vorläufigen Mitteilungen (41) bemerkte, statt als eine wirkliche Drehung des Darmes um seine Achse, als eine Pendelbewegung aufgefasst werden, hervorgerufen durch die grosse Dottermasse, die eine seitliche Verlagerung der inneren Organe zur Folge hat, welch' letztere erst mit deren Resorption allmählich

in die normale, definitive Lage rücken können. Einen positiven Beweis, um welchen der beiden Vorgänge es sich hier handelt, konnte ich leider nicht erbringen und zwar weil das anfangs vorhandene Mesenterium sehr bald schwindet und jeder andere feste Punkt, an welchem die Art der Bewegung von Darm und Schwimmblase festgestellt werden könnte, fehlt, da bei den sehr frühen Stadien, bei welchen dieser Prozess vor sich geht, grössere Gefässe und Nerven nicht ausgebildet sind. Handelt es sich nur um eine Pendelbewegung, dann ist allerdings die Erscheinung ohne jegliche prinzipielle Bedeutung und nur eine vorübergehende Anpassung der inneren Organe an die grosse Dottermasse.

Nach genauen und wiederholten Untersuchungen habe ich jedoch immer mehr den Eindruck gewonnen, dass es sich hier, neben der Verlagerung des Darmes gegen die Mittellinie zu, auch um eine tatsächliche Drehung desselben um seine Achse handelt. Dafür scheint auch die gegenseitige Lageverschiebung der Abgangs- und Einmündungsstelle des Luftganges zu sprechen, bei welcher erstere bedeutend mehr verlagert wird, so dass sie links von der Mittellinie, letztere in diese selbst, oder ganz wenig rechts von ihr zu liegen kommt. Der Verschiebung des Darmes kann auch eine solche der Schwimmblase folgen, wie bei den Salmoniden, die bei Rhodeus und Karpfen fehlt, und diese macht eine Pendelbewegung sehr fraglich.

Die Anschauung der Drehung des Darmes um seine Achse gewinnt sehr an Wahrscheinlichkeit durch die Untersuchungen Bashford Dean's (2) und neuerdings Piper's an Amia, welche hier eine ausgesprochene Drehung des Darmes um seine Achse beschreiben. Auch Piper unterscheidet zweierlei topographische Verlagerungen bei Amia a) Verschiebung des Darmes und der Leber von der linken Seite nach rechts ventral b) Achsendrehung des Duodenum nach links um 180 Grad, so dass die ursprünglich ventrale Duodenalwand zur dorsalen wird. Das Pankreas, die Mündung des Ductus choledochus und die Gallenblase machen die Drehung mit, die Schwimmblase resp. der Schwimmblasengang aber nicht, und zwar wohl deshalb, weil sie als eine: „dorsalwärts ausgestülpte, lange Epithelfalte der dorsalen Oesophagus- und Magenwand“ angelegt wird, die Drehung aber erst vom Pylorusteil des Magens an erfolgt. Eine Drehung des Darmes, ebenfalls in umgekehrter Richtung wie der Uhrzeiger, vom Kopf

aus gesehen, beobachtete ferner Stricker (58) bei der Bachforelle und beschreibt sie als eine ganz bedeutende vor der Anlage der Schwimmblase. Diese entsteht, nach ihm, „weder genau dorsal, noch genau seitlich,“ kommt aber dann später auf die linke Seite zu liegen, — es erfolgt also eine Verlagerung in der Richtung des Uhrzeigers, und diese Verlagerung kann nicht anders wie eine Drehung des Darmes um seine Achse aufgefasst werden, die also nach Anlage der Schwimmblase in umgekehrter Richtung erfolgt, wie vor derselben.

Drehungen des Darmes um seine Achse scheinen, nach diesen Beobachtungen, ziemlich häufig vorzukommen, und gewinnen dadurch die verschiedenen Lagebeziehungen des Darmes zu einzelnen Organen einen anderen Wert, wie ihnen gewöhnlich zugeschrieben wird, d. h. diese Lagebeziehungen scheinen durchaus nicht mehr von einer prinzipiellen, sondern von einer mehr oder weniger relativen Bedeutung zu sein, denn, das muss hier hervorgehoben werden, durch die Möglichkeit von Drehungen des Darmes um seine Achse ist sein Verhältnis zu anderen Organen, so in erster Linie zur Schwimmblase, ein durchaus labiles. Die relative Lage beider ist verschieden, je nachdem die Schwimmblase diese Drehung mitmacht oder nicht, je nachdem sie sie in stärkerem oder schwächerem Grade mitmacht. So erklärt es sich, dass aus einer dorsalen Lage der Schwimmblase durchaus nicht auf ihre dorsale Entstehung geschlossen werden kann, wie bei Rhodeus und Ceratodus. Eine fernere Komplikation entsteht dadurch, dass die Drehung des Darmes und damit des Abgangs des Ductus pneumaticus, teils eine Wanderung der Schwimmblase selbst zur Folge hat, wie z. B. bei der Bachforelle, teils die Schwimmblase davon unbeeinflusst bleibt und ihre ursprüngliche Lage beibehält wie bei Rhodeus.

Ist nun schon während der ontogenetischen Entwicklung eine Wanderung der Schwimmblase um den Darm, resp. des Darmes um die Schwimmblase möglich, dann gewinnt die Hypothese der phylogenetischen Wanderung der Schwimmblase sehr an Wahrscheinlichkeit. Man braucht sich die Drehung der Schwimmblase der Bachforelle z. B. nur etwas fortgesetzt zu denken, so kommt man zu der seitlichen Lage, wie sie die Schwimmblase der Erythrinen aufweist. Ist eine Drehung so weit möglich gewesen, lässt sich kaum ein Grund angeben, warum

sie nicht noch weiter fortschreiten könnte, und schliesslich zu einer vollständig ventralen Lagerung führen, wie sie die Schwimmblase von Polypterus bichir aufweist.

Wenn nun auch die Möglichkeit einer Wanderung der Schwimmblase während der ontogenetischen und philogenetischen Entwicklung nachgewiesen ist, so kann doch über die ursprüngliche Lage und die ursprüngliche Richtung dieser Wanderung nichts gesagt werden, nach dem vorläufigen Stand unseres Wissens. Da die Lungen der höheren Wirbeltiere sich immer ventral anlegen, und hierbei nie eine Schwankung beobachtet wurde, könnte man hierin fast den ursprünglicheren Zustand erblicken, während die ontogenetischen Schwankungen in der Lage der Schwimmblase auf kainogenetische Veränderungen und noch nicht festgelegte Zustände schliessen lassen. Die Schwimmblase überhaupt zeigt ja nicht nur in ihrer Entwicklung, sondern in allen ihren Verhältnissen so ausserordentliche Schwankungen, dass man fast von einem Tasten und Suchen der Natur nach neuer Form sprechen könnte. Weitere vergleichend entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Schwimmblase, besonders bei Polypterus bichir und den Erythrinen werden wahrscheinlich einiges Licht auf die ursprüngliche Lage der Schwimmblase und die Richtung ihrer Wanderung geben.

An dieser Stelle dürfte es angebracht sein, zu bemerken, dass wahrscheinlich die Wanderung der Schwimmblase, resp. des Luftganges ursprünglich eine passive war, durch die Drehung des Darmes um seine Achse, wodurch erst der Abgang des Ductus pneumaticus verlagert wurde, dem, je nach den besonderen Bedürfnissen, die Schwimmblase folgte oder nicht. Eine tatsächliche Wanderung des Abganges des Ductus um den festgelegten Darm herum ist kaum wahrscheinlich, ebensowenig wie dass die Verlagerung der Schwimmblase das Primäre war und die Drehung des Darmes um seine Achse zur Folge hatte.

Albrecht, der eine Verlagerung der Schwimmblase für ganz ausgeschlossen hält, geht bei der Besprechung, wie diese allein vor sich hätte gehen können, von der Voraussetzung aus, dass die Verlagerung nur eine aktive sein konnte, infolge des Funktionswechsels der Blase; damit stünden die Befunde bei Ceratodus in unvereinbarstem Widerspruch, da sie ihre Funktion als Schwimmblase beibehalten habe, somit der Luftgang

nicht die Lage ändern konnte, ehe die Funktion sich geändert habe. Dieses Argument Albrechts ist durchaus berechtigt, wenn eine hauptsächlich aktive Verlagerung der Schwimmblase angenommen wird — letztere müsste dann immer das primäre, die Verlagerung des Ductus das sekundäre sein. Nimmt man aber eine passive Verlagerung der Schwimmblase als das ursprüngliche an, durch Drehung des Darmes um seine Achse, die weder von Albrecht und Sagemehl noch von Boas in betracht gezogen wurde, so erklären sich die Verhältnisse z. B. bei Ceratodus ganz leicht. Hier hat der Darm eine starke Drehung um seine Achse, offenbar infolge der verschiedenen Organverhältnisse, erfahren. Dadurch kam die Anlage der Schwimmblase ventral zu liegen; da aber ihrer hauptsächlichsten Funktion gemäss die Lage der Schwimmblase eine dorsale sein musste, rückte sie allmählich auf die Dorsalseite des Darmes hinauf, ohne die ventrale Lage des Abganges ihres Ductus aufgeben zu können. Durch diese verschiedenen Befunde hat die Hypothese, dass Schwimmblase und Lungen in direkten Beziehungen zueinander stehen und entweder direkt voneinander, oder doch von einer gemeinsamen Urform ableitbar seien, sehr an Wahrscheinlichkeit gewonnen, dies umsomehr als die eigentliche Entwicklung beider Organe eine fast vollständige Gleichheit aufweist. So zeigten meine Untersuchungen, dass es sich bei der Schwimmblase, genau wie bei der Lunge, um einen diffusen Knospungsprozess handelt, überall wo lockeres und spärliches Bindegewebe vorhanden ist, wobei sich das Epithel, seiner Vermehrung entsprechend, sofort in der Fläche auszudehnen vermag, ohne dass es zur Bildung von primären Bläschen, also zu einem lokalisierten Knospungsprozess kommt. Dieser findet nur dorten statt, wo das Bindegewebe dichter ist und dementsprechend der allgemeinen Erweiterung Widerstand entgegensetzt. Dann kommt es wie bei Huchen, Bachforelle etc. zur Bildung von typischen Bläschen, die sich nicht wesentlich unterscheiden von denen bei der Lunge mancher Reptilien und Amphibien.

Baers Vermutung, dass stets jener Teil der Schwimmblase in welcher der Ductus pneumaticus mündet, die eigentliche Schwimmblase sei, entspricht sicher den Tatsachen, und wäre demnach die ganze Schwimmblase der Bachforelle gleichwertig der caudalen Blase bei Rhodeus, während die mit der Hauptblase

kommunizierenden übrigen Blasen vieler Fische wahrscheinlich immer Produkte der ersteren sind, wie dies der Fall bei der cranialen Blase von Rhodeus und Karpfen.

Welche Bedeutung die merkwürdige kleine dorsale Knospe am Luftgang mancher Fische, so von Rhodeus und Karpfen hat, ist vorläufig noch ganz unsicher. Auf Grund der Hypothese von Sagemehl könnte sie als der letzte Überrest der, bei der Wanderung der doppelten Schwimmblase von ventral nach dorsal, zugrunde gegangenen, einen Schwimmblasenhälfte aufgefasst werden; nach der Hypothese von Boas hingegen, wäre sie ohne jede phylogenetische Bedeutung.

Ob der vollständige Mangel einer Schwimmblase bei vielen Teleostiern ein primärer oder ein sekundärer ist, steht noch dahin, doch scheint letzteres das Wahrscheinlichere.

Was die verschiedene Blutversorgung von Schwimmblase und Lungen anbelangt, die teilweise als ein Hauptargument gegen direkte Beziehungen beider Organe zueinander angeführt wurde, so sei hier noch darauf hingewiesen, dass die Drehung des Darmes und damit auch die Verlagerung der Schwimmblase zu einer sehr frühen Zeit stattfindet, wo noch gar keine richtigen Gefässe gebildet sind, so dass die Annahme nicht ganz von der Hand gewiesen werden kann, dass die definitive Anlage der Gefässe teilweise erst nach vollzogener Verlagerung erfolgt, also dieser Verlagerung entspricht, wodurch z. B. eine Kreuzung der Gefässe, wie sie Albrecht befürchtete, vermieden würde. Darnach könnte die Gefässversorgung eine jeweilige Anpassung an die Lage der Schwimmblase sein, und ein allmählicher Übergang von der Schwimmblase zur Lunge auch in dieser Hinsicht stattfinden.

Zum Schluss möchte ich noch bemerken, dass ich, wie seinerzeit in den Lungen so auch in den Schwimmblasen stets nur einschichtiges Epithel gefunden habe, und mich deshalb frage, ob Pipers Angabe eines mehrschichtigen Epithels in der Schwimmblase von Amia richtig ist.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Professor Richard Hertwig für seine oft gewährte Hilfe und Anregung im Laufe dieser Arbeit meinen wärmsten Dank aussprechen.

Literaturverzeichnis.

1. Albrecht: Sur la Non-Homologie des Poumons des Vertébrés Pulmonés avec la Vessie Natatoire des Poissons, avec Réponses de Renson. Paris et Bruxelles 1886.
2. Bashford Dean: The early Development of Amia. Quarterly Journ. Microsc. Sc. London 1896, N. S. V. XXXVIII.
3. Balfour u. Parker: On the Structure and Development of Lepidosteus. Philos. transact. Roy. Soc. Part. II 1882.
4. Baer, K. C. v.: Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische nebst Anhang über die Schwimmblase. Leipzig 1835.
5. Boas: Über den Conus arteriosus und den Arterienbogen der Amphibien. Morphol. Jahrb, Bd. VII, 1881.
6. Derselbe: Lehrbuch der Zoologie, 1894.
7. Derselbe: Über Herz und Arterienbogen bei Ceratodus und Protopterus. Morphol. Jahrb., Bd. VI.
8. Born: Arch. f. Naturgesch., 1837.
9. Derselbe: Entwicklungsgeschichte der Cyprinoiden, 1835.
10. Borelli: De motu animalium ex unico principio statico deducta 1704.
11. Bridge, F. W.: The Air-Bladder in certain Siluroid Fishes. Birmingham. Phil. Soc. Proc. V. 6, 1888.
12. Bridge u. Hadden: The Air-Bladder and Weberian Ossicles in the Siluroid Fishes. Roy. Soc. London 1892.
13. Bridge: Contributions to the Anatomy of Fishes II. The Air-Bladder and Weberian Ossicles in the Siluroid Fishes, 1892.
14. Calderwood: On the Swimming-Bladder and Flying Powers of Dactylopterus Volitans. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. V. XVII, 1890.
15. Charbonnel-Salle: Sur les Fonctions hydrostatiques de la vessie natatoire. Comptes Rend. Scéances. Acad. Sc., V. 104, 1887.
16. Corning: Beitrag zur Kenntnis der Wundernetzbildungen in der Schwimmblase der Teleostier. Morphol. Jahrb., Bd. XIV, 1888.
17. Cuvier u. Valenciennes: Histoire Naturelle des Poissons, Vol. 2, 1828.
18. Day: On the Freshwater Siluroid of India and Burmah. Zool. Soc. Proc. London 1871.
19. Derselbe: Notes on Indian Siluroid Fishes. Zool. Soc. Proc. London 1871.
20. Derselbe: On the Air-Bladder of Fishes. The Zool. March, 1880.
21. Derselbe: The Burlot and Air-Bladder Catswold. Nat. Hist. Field, 1881.
22. Eisig, H.: Über das Vorkommen eines schwimmblasenähnlichen Organs bei Anneliden. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. II, 1881.
23. Erdl: Münchner gelehrter Anzeiger, 1846, Bd. 23.
24. Gegenbaur: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. II, 1901.
25. Göppert: Die Entwicklung der luftführenden Anhänge des Vorderdarmes. I. Schwimmblase. Handbuch d. vergl. u. exper. Entw. d. Wirbelt., v. O. Hertwig, 1902.

26. Grobben, C.: Über die Schwimmblase und den ersten Wirbel der Cobitiden. Wissensch. Mitt. Akad. Verein Naturhist. Wien. Redig. v. Nussbaumer, Wien 1875, III. H.
27. Günther, A.: Description of Ceratodus. Phil. Transact. R. Soc. Vol. 161, 1871.
28. Hasse: Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische. Anat. Stud., Vol. 1, 1873.
29. Humboldt: Memoires d'Arcueil, Tome II.
30. Jacobi: De vesica aerea piscium cum appendice de vesica aerea cellulosa Erythrini. Berlin 1840.
31. Jaeger, A.: Die Physiologie und Morphologie der Schwimmblase der Fische. Inaug. Dissert., Leipzig 1903.
32 Jobert: Recherches Anatomiques et Physiologiques à l'histoire de la respiration chez les poissons. Ann. Sc. Nat. (6) T. 7, Art. 5 und T. 5, Art. 8.
33. Jungersen: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arb. Zool. Inst., Würzburg 1889, 9. Bd.
34. Leuckart-Bergmann: Zur Entwicklung der Schwimmblase der Fische und ihre Beziehungen zur Wirbeltierlunge.
35. Leydig, Fr.: Einige Beobachtungen über den Schlammpeitzger (Cobitis fossilis). Arch. f. Anat. u. Phys., 1853.
36. Mark, L.: Studies on Lepidosteus. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., V. XIX, 1890.
37. Mayer, P.: Über die vermeintliche Schwimmblase der Selachier. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. II, H. 3, 1894.
38. Miklucho-Macley: Über das Rudiment der Selachier. Jen. Zeitschrift, Bd. III.
39. Moreau: Recherches Experimentales sur les Fonctions de la Vessie Natatoire. Ann. Sc. Nat. Zool., V. 4 (N 8), 1876.
40. Moser, F.: Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbeltierlungen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 60, 1902.
41. Derselbe: Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Schwimmblase. Vorläufige Mitteilung, Anatomischer Anzeiger, Bd. 23, 1903.
42. Müller, J.: Der Bau und die Grenzen der Ganoiden. Arch. f. Anat. u. Phys., 1841—42.
43. Derselbe: Über Lungen und Schwimmblasen. Arch. f. Anat. u. Phys., 1841, Bd. 184.
44. Derselbe: Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Abh. der Königl. Akad. d. Wissensch., Berlin 1844.
45. Derselbe: Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische. Abh. der Berliner Akad., 1843.
46. Nusbaum: Über das anatomische Verhältnis zwischen dem Gehörorgan und der Schwimmblase bei den Cyprinoiden. Zool. Anz., Vol. 4, 1881.
47. Owen: On the Anatomie of Fishes. Vol. I, 1866.

48. Parker: On the Anatomy and Physiology of Protopterus annecteus. Transact. R. Irish. Acad., V. 30. Pt. III
49. Piper, H.: Die Entwicklung von Magen, Duodenum, Schwimmblase, Leber, Pankreas und Milz bei Amia calva. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., Suppl. 1902.
50. Rathke: Neueste Schriften der naturforschenden Gesellschaft zu Danzig I, Halle 1825.
51. Derselbe: Bemerkungen über die Schwimmblase der Fische. Beiträge z. Gesch. d. Tierwelt, 1827.
52. Renson: (Siehe unter Albrecht).
53. Sagemehl: Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Fische III. Morphol. Jahrb., 10. Bd., 1885.
54. Schulze, F. E.: Die Lungen und die Schwimmblasen der Fische. Strickers Lehre von den Geweben der Menschen und der Tiere. Bd. I, 1871.
55. Semon, R.: Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte von Ceratodus Forsteri. Norment. z. Entwicklungsgesch. d. Wirbeltiere v. Keibel, III. Heft.
56. Spencer: Der Bau der Lungen von Ceratodus und Protopterus. Semons zool. Forsch.-Reisen in Australien, Bd. I, Lief. 2, 1898.
57. Stannius: Handbuch der Zoologie, 2. Aufl., Berlin 1856.
58. Stricker: Plattenmodelle zur Entwicklung von Darm, Leber, Pankreas und Schwimmblase der Forelle. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. XVI, 1899.
59. Treviranus: Über die Verrichtungen der Schwimmblase bei den Fischen. Verm. Schriften anatom. u. physiol. Inh., Bremen 1817.
60. Van der Hoeven: Über die zellige Schwimmblase des Lepidosteus. Arch. f. Anat., u. Phys., Bd. 184, 1841.
61. Vogt, C.: Embryologie des Salmones. Neuchatel, 1842.
62. Weber: De aure et auditu hominis et animalium. Paris u. Leipzig 1820.
63. Wright Ramsay: The Relationship between the Air-Bladder and Auditory Organ in Amiurus. Zool. Anz., V. 7, 1884.

Tafelerklärung.

Tafel XXII.

Schwimmblase von Rhodeus amarus.

Fig. 1. 5 mm Querschnitt. Darm und Leber, infolge der grossen Dottermassen, ganz nach links verschoben; ersterer an der Stelle getroffen, wo nach rechts der Luftgang abgeht. Letzterer liegt in der Medianlinie unter der Chorda und dem Vornierenglomerulus und ist, wie der Darm, von hohem Cylinderepithel ausgekleidet.

Fig. 2. 4 mm Querschnitt, etwas mehr caudal wie der vorige, wo der Luftgang sich schon vom Darm losgetrennt hat, aber noch in der gleichen Bindegewebsmasse liegt.

Fig. 3. 5 mm Querschnitt, caudaler wie der vorige. Die Schwimmblase liegt unter der Chorda, rechts neben dem Darm, und steht mit diesem in Verbindung durch einen schmalen Bindegewebsstreifen.

Fig. 4. 5 mm Längsschnitt. Die Schwimmblase besteht aus einer kleineren cranialen und einer grösseren caudalen Blase; letztere ist die eigentliche Schwimmblase, von der die craniale eine Knospe und von viel dickerem Bindegewebe umgeben ist. Der Luftgang mündet in die kaudale Blase und ist hier nur angeschnitten, ebenso wie Darm und Leber. An der Verbindungsstelle beider Blasen ist das Bindegewebe stark verdichtet.

Fig. 5. 6 mm Querschnitt. Durch teilweise Resorption des Dotters ist etwas mehr Raum in der Leibeshöhle entstanden und der Darm nicht mehr so fest an die dorsale Leibeswand gepresst. Er hat eine leichte Drehung um seine Achse erfahren, durch welche die Abgangsstelle des Schwimmblasenganges mehr dorsalwärts gerückt ist, was besonders an dem jetzt besser sichtbaren Mesenterium festgestellt werden kann. Diese Abgangsstelle liegt, nach wie vor, in der Medianlinie unter der Chorda und unter dem Vornierenglomerulus.

Fig. 6. 6 mm Querschnitt, mehr caudal wie der vorige an der Stelle, wo der Schwimmblasengang losgetrennt ist vom Darm und nun rechts, etwas dorsal von letzterem liegt, nicht mehr neben ihm, wie in Fig. 3.

Fig. 7. 6 mm Querschnitt, mehr caudal wie der vorige. Die Schwimmblase liegt median unter der Chorda, ganz links der Darm. Bei ersterer hat sich das Epithel sehr abgeplattet, unter starker Erweiterung des centralen Hohlraumes und Verdünnung der Bindegewebsmasse.

Fig. 8. 6 mm Längsschnitt. Die Schwimmblase hat sich sehr erweitert unter Verdünnung ihres Bindegewebes. Nur die Verbindungsstelle beider Blasen ist eng geblieben, den Eindruck einer Einschnürung machend. An dieser Stelle, die der Ausdehnnng ein Hindernis entgegensetzt, befindet sich hohes Cylinderepithel, ebenso gegen das Ende der caudalen Blase; sonst ist das Epithel überall abgeplattet zu einem mehr cubischen Epithel.

Tafel XXIII.

Schwimmblase von Rhodeus amarus (Fortsetzung) und von Huchen.

Fig. 9. 7 mm Querschnitt. Der Dotter ist fast vollständig resorbiert. Der Darm hat sich von links nach rechts gegen die Medianlinie unter die Chorda verschoben. Dabei hat er eine Drehung um seine Achse erfahren, wodurch die Abgangsstelle der Schwimmblase mehr nach der linken Seite zu liegen kam. Der Schwimmblasengang beschreibt einen kleinen Bogen ventralwärts und ist an der Stelle getroffen, wo er dorsal noch eine kleine Knospe besitzt.

Fig. 10. 7 mm Querschnitt durch die craniale Blase. Unter dieser, auf der linken Seite des Darmes, der Luftgang.

Fig. 11. 7 mm Querschnitt durch die caudale Blase dicht unterhalb der Verbindungstelle mit der cranialen Blase, dorten wo der Luftgang in sie einmündet. An dieser Stelle umschliesst die Leber die Schwimmblase hufeisenförmig und sind die Vornieren stark entwickelt, sodass für die Schwimmblase wenig Raum übrig bleibt.

Fig. 12. 7 mm Querschnitt durch die caudale Blase nahe an ihrem Ende. Ihre Wand ist schon bedeutend dünner wie jene der cranialen Blase geworden.

Fig. 13. 8,5 mm Längsschnitt. Der Luftgang ist nur an seiner Mündungsstelle in die caudale Blase getroffen. Hingegen sieht man, wie von ventral her die Geschlechtsdrüse, von dorsal die Vornieren zwischen die beiden Blasen vorgewachsen sind, von dieser Stelle die Ausdehnung des Verbindungsstückes beider verhindernd und den Eindruck einer Einschnürung hervorrufend.

Fig. 14. 9 mm Querschnitt durch die craniale Blase, deren Wand schon bedeutend dünner geworden ist, unter Erweiterung des centralen Hohlraumes.

Fig. 15. 9 mm Querschnitt durch die caudale Blase, deren Wand schon ganz dünn und der centrale Hohlraum sehr weit geworden ist.

Fig. 16. 10 mm Längsschnitt. Die craniale Blase hat die caudale an Grösse und Weite bedeutend übertroffen, was später noch mehr der Fall sein wird, da ihre Wand noch eine ziemliche Dicke aufweist gegen die der caudalen Blase, und daher einer grösseren Ausdehnung fähig ist. Das Einwachsen von Nieren und Leber zwischen die beiden Blasen ist hier gut sichtbar.

Fig. 17. 14 mm Frontalschnitt durch die craniale und caudale Blase und die Vornieren. Dieses Schema macht das Verhältnis der letzteren zur Schwimmblase klar. Cranial und caudal von der Schwimmblase haben sich die Vornieren stark entwickelt, da sie hier Raum fanden, ebenso zwischen beiden Blasen, wo sich die Vornieren der beiden Seiten vereinigt haben, sodass das Verbindungsstück beider hufeisenförmig von ihnen umwachsen ist. In der Gegend der Blase selbst sind die Vornieren fast ganz auf den Gang reduziert, infolge Raummangels.

Fig. 18. Huchen. 18 mm Längsschnitt durch die Schwimmblase und ihre Einmündung in den Darm. An ihrem caudalen Ende, wo das Hauptwachstum stattfindet, ist das Epithel höher und die Zellen sind dichter und mehr cylindrisch wie am Anfangsteil und in der Mitte.

Fig. 19. Huchen. 23 mm Längsschnitt durch das Ende der Blase. Der centrale Hohlraum hat in centrifugaler Richtung Knospen getrieben, die sich zu Längsfalten auswachsen. Das Epithel ist im proximalen und mittleren Teil der Blase ein cubisches, in den Knospen und am distalen Teile hingegen ein hohes Cylinderepithel.

Fig. 20. Huchen. 23 mm Querschnitt. An dieser Stelle sind 6 Knospen des centralen Hohlraumes getroffen und ist der Unterschied gut sichtbar, zwischen dem cubischen Epithel des letzteren und dem Sprossungsepithel der ersteren.

Fig. 21. Huchen. 2,3 mm Querschnitt (Öl-Immersion) durch 2 Knospen des centralen Hohlraumes. In diesem befindet sich hohes Cylinderepithel mit dichtgedrängten und gegeneinander abgeplatteten Kernen; ersteres geht im centralen Hohlraum in ein Plattenepithel mit mehr rundlichen Kernen über.

Tafel XXIV.

Schwimmblase von Karpfen.

Fig. 22. 7 mm Querschnitt. Die als Knospe der caudalen Blase erst kurz angelegte craniale Blase und der Luftgang sind getroffen, letzterer caudalwärts von seiner Abgangsstelle vom Darm.

Fig. 23. 7 mm Längsschnitt. Die caudale Blase ist schon ziemlich weit entwickelt; in ihrer Wand befinden sich zahlreiche Blutgefässe, während das Bindegewebe locker und spärlich ist. Cranialwärts hat sie eine Knospe getrieben, dicht unter dem Vornieren-Glomerulus, die sich später zur cranialen Blase entwickelt und Sprossungsepithel hat, im Gegensatz zur caudalen Blase, die mit Plattenepithel ausgekleidet ist. Der Luftgang ist nur in seinem mittleren Teil getroffen; man sieht, wie er einen leichten Bogen beschreibt vom Darm zur Schwimmblase, an welcher noch die Bucht (bei $\times$) getroffen ist, in die er einmündet.

Fig. 24. 10 mm Querschnitt durch die in ihrer Entwicklung schon vorgeschrittene caudale Blase, in deren Wand sich ziemlich viele Blutgefässe und spärliches Bindegewebe befinden.

Fig. 25. 12 mm Querschnitt an der Stelle, wo der Luftgang vom Darm abgeht. Letzterer hat eine Drehung um seine Achse erfahren, und der Luftgang geht nun mehr nach links von der Medianlinie ab und beschreibt eine Krümmung ventralwärts.

Fig. 26. 12 mm Querschnitt durch die craniale Blase, unter welcher der quergetroffene Luftgang zu sehen ist. Die Wand der Blase ist noch ziemlich dick und dicht.

Fig. 27. 12 mm Querschnitt durch die caudale Blase, deren Wand bedeutend dünner ist, und in welcher viele Blutgefässe sich befinden.

Fig. 28. 16 mm Längsschnitt. Die craniale Blase ist sehr gross und weit geworden und übertrifft die caudale Blase hierin bedeutend. Von letzterer geht der Luftgang ab, der in seinem der Schwimmblase nahegelegenen Teile längs getroffen ist, hingegen dorten, wo er gegen den Darm den Bogen beschreibt, quer. Die Vorniere ist sehr stark entwickelt allein in der Gegend der caudalen Blase und des Verbindungsstückes beider Blasen miteinander. Zwischen beiden zeigt das Bindegewebe eine Verdichtung. In der caudalen Blase sind unter dem Epithel reichliche Blutgefässe, die in der cranialen Blase fast vollständig fehlen.

Tafel XXV.

Schwimmblase der Bachforelle.

Fig. 29. 9 mm Querschnitt. Die Schwimmblase liegt über dem Darm und ist mit diesem ganz rechts von der Medianlinie verschoben.

Fig. 30. 10 mm Querschnitt. Der Darm hat sich gedreht, so dass nun die Abgangsstelle der Schwimmblase auf seine linke Seite zu liegen gekommen ist, und zwar unter die Chorda, während der Darm sich noch rechts von der Medianlinie befindet.

Fig. 31. 10 mm Querschnitt durch die Schwimmblase, die links neben und etwas über dem Darm liegt.

Fig. 32. 24 mm Längsschnitt, aus welchem hervorgeht, dass die ganze Schwimmblase links neben dem Darm liegt, während sie mehr dorsal in ihn einmündet, daher diese Stelle auf dem Schnitt nicht mehr getroffen wurde. Die Schwimmblase hat zahlreiche Knospen getrieben, besonders in ihrem proximalen Teil.

Fig. 33. 30 mm Querschnitt durch den proximalen Teil der Schwimmblase. Die innere Oberfläche zeigt eine reichliche Faltenbildung, durch starke Vermehrung des Epithels, welches durch dickes Bindegewebe an der Ausdehnung verhindert und deshalb zur Bildung von Knospen gezwungen ist, wie bei Huchen (Taf. XXIII, Fig. 21).

Fig. 34. 30 mm Querschnitt durch den mittleren Teil der Blase, wo das Bindegewebe dünn ist, und sich dementsprechend das Epithel auszudehnen vermochte, unter Erweiterung des centralen Hohlraumes, ohne dass es zur Bildung von Knospen kam. Nur an den beiden Seiten ist etwas mehr Bindegewebe vorhanden (bei ×) und dorten auch das Epithel, infolge des Widerstandes, höher.

Fig. 35. 30 mm Längsschnitt durch den proximalen Teil.

Fig. 36. 30 mm Längsschnitt durch das distale Ende, wo eine Faltenbildung mit Erhöhung des Epithels sichtbar ist, wie am proximalen Teil und aus dem gleichen Grund.

Gemeinsame Bezeichnungen.

B. G. = Blutgefässe
C. E. = Kubisches Epithel.
Cy. E. = Zylinder-Epithel.
Ch. = Chorda.
D. = Darm.
D. P. = Ductus pancreatius.
Dt. = Dotter.
G. = Geschlechtsorgane.
L. = Leber.
L. H. = Leibeshöhle.
S. = Schwimmblase.
S. G. = Schwimmblasengang.
V. G. = Vornieren-Glomerulus.
V. N. = Vornieren und Gang.
V. P. = Ventraler Pankreas.

Die Umrisse der Zeichnungen sind mit dem Zeis'schen Zeichenspiegel gezeichnet, und ein Teil derselben um die Hälfte, ein Teil um ein Drittel verkleinert worden, worauf die Details mit freier Hand eingetragen wurden. Die Zahlen neben den Zeichnungen geben die Stärke der Vergrösserung an.

Aus dem anatomischen Institut zu Upsala.

Studien über die Entwicklung der Lymphdrüsen beim Menschen.

Von
Carl A. Kling, weil. Assistent.

Hierzu Tafel XXVI und XXVII.

Der Histologie der ausgewachsenen Lymphdrüsen ist, wie die reiche Literatur über den Gegenstand zeigt, grosse Aufmerksamkeit gewidmet worden. Um so eigentümlicher erscheint es daher, dass die Entwicklungsgeschichte dieser Organe verhältnismässig wenig studiert worden ist. Die Untersuchungen, die auf diesem Gebiete angestellt worden, haben ausserdem wenig übereinstimmende Ergebnisse geliefert. Unsere gewöhnlichen Lehrbücher der Embryologie fassen sich auch sehr kurz, wo es sich um diese Frage handelt, und recht oft lassen sie sich mit keinem Worte darüber aus.

Mit der Untersuchung, deren Ergebnisse ich hiermit vorlege, will ich versuchen, einen Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese der Lymphdrüsen zu liefern. Es war anfangs meine Absicht, nur die Entwicklung des gröberen Baues derselben zu untersuchen, und ich habe in meiner Darstellung darauf auch das Hauptgewicht gelegt. Indessen machte ich gleichzeitig einige Beobachtungen bezüglich der feineren Struktur, und ich werde daher auch diese Verhältnisse etwas berühren.

Meine Untersuchung erstreckt sich nur auf die Entwicklung der menschlichen Lymphdrüsen. Das Material dazu habe ich aus dem hiesigen anatomischen Institut erhalten.

Bevor ich zu meiner Darstellung übergehe, sei es mir erlaubt, Herrn Professor Aug. Hammar, auf dessen Vorschlag ich diese Arbeit unternommen, meinen tiefgefühlten Dank für alle guten Ratschläge und das nie versagende Interesse auszusprechen, das er ihr stets entgegengebracht hat.

Verpflichtet fühle ich mich auch allen denen, die durch Beiträge zu den embryologischen Sammlungen des anatomischen Instituts meine Untersuchung möglich gemacht haben.

Für wertvolle Hülfe bei der technischen Ausführung wie für die Abbildungen bin ich Herrn Präparator Fr. Lundberg Dank schuldig.

Literaturübersicht.

Lauth (1824) war der Ansicht, dass die Lymphdrüsen aus Lymphgefässplexus entstehen. In ähnlichem Sinne äussert sich Breschet (1836):

„Dans l'embryon et durant les premiers temps de la vie fœtale, les ganglions lymphatiques n'existent pas encore, et lorsqu'ils paraissent, c'est sous la forme de simples plexus, où la continuité des vaisseaux lymphatiques ne peut pas être contestée. Cette circonstance du mode d'evolution organique vient corroborer notre sentiment sur la nature essentiellement plexiforme des ganglions lymphatiques."

Dieselbe Auffassung finden wir auch bei Engel (1850).

Nach Teichmann (1861) sind aus Lymphgefässen gebildete Wundernetze die Grundlage, aus der die Lymphdrüsen hervorgehen. Diese Wundernetze sind entweder einfach oder zusammengesetzt. Ein einfaches Netz besteht aus einem Lymphgefäss (Vas afferens), das sich in ein Netzwerk auflöst, um später wieder zu einem Stamm sich zu vereinigen (Vas efferens). Von einer Bindegewebskapsel umgeben, bildet es ein für sich abgeschlossenes Ganzes. Ein zusammengesetztes Wundernetz wird aus mehreren nahe bei einander verlaufenden Lymphgefässzweigen gebildet, die sich in ein gemeinsames Netzwerk auflösen, wie das einfache Netz von einer Bindegewebskapsel umschlossen. In diesen Lymphgefässnetzen entstehen die Lymphdrüsen. „Die Entstehung dieser beruht lediglich darauf, dass sich in den Wundernetzen Zellen, die sogen. Lymph- oder Chyluskörperchen ansammeln". Gewöhnlich bildet sich zuerst eine Anhäufung in der Mitte eines Gefässknäuels. Sodann vergrössert sich diese Anhäufung, bis das ganze Netzwerk ausgefüllt ist. Sobald die „Lymphkörperchen stationär geworden sind, verschwindet das Wundernetz an diesen Stellen; nur die zu- und abführenden Gefässe bleiben übrig. Die Lymphe entleert sich also frei zwischen der Kapsel und der Drüse. Das Auftreten von „Lymphkörperchen" geschieht auf dieselbe Weise in den einfachen und den zusammengesetzten Wundernetzen. In dem einen Fall sind die Anhäufungen isoliert, in dem andern bilden sie Gruppen. Teichmann nennt daher die ersteren einfache, die letzteren zusammengesetzte Drüsen. Die einfachen Drüsen sind gewöhnlich klein. Ihr Durchschnitt schwankt zwischen $^1/_2$ und 2 mm.

Im Jahre 1866 veröffentlichte Sertoli eine Untersuchung über die Mesenterialdrüsen beim Kalbfötus. Bei einem drei Zoll langen Embryo beobachtete er an senkrecht zur Radix mesenterii gelegten Schnitten endothelbekleidete Räume, die er als Lymphgefässe deutete. Sowohl zwischen diesen Lymphgefässen, als auch in der nächsten Umgebung, tritt bald eine Zellvermehrung ein, die zur Entstehung des „Grundgewebes" der Lymphdrüse führt. Die Partie um die Lymphräume herum entspricht dem Hilusstroma der Drüse, der übrige Teil des Grundgewebes der Rinde derselben. Das ausserhalb liegende Gewebe verdichtet sich zu einer Hülle um die Drüse herum. Zwischen dieser Hülle und dem Grundgewebe wird später ein Marginalsinus[1]) sichtbar, der sekundär mit den Lymphräumen im Hilusstroma in Kommunikation tritt. Die Marksubstanz bildet sich aus einer zentralen Partie gleich neben dem Hilus. Die Einzelheiten der Entwicklung in diesem Punkt hat Sertoli nicht verfolgen können. Er nimmt an, dass das Grundgewebe hier an gewissen Stellen aufgelockert wird, indem die „Lymphkerne" sich zu „Lymphkörperchen" auswachsen, mobilisiert und in zentripetaler Richtung weggeführt werden. Die aufgelockerten Partien entsprechen den Intermediärsinus, die übrigen den Marksträngen. Das die Sinus durchziehende Retikulum ist der nach der Auflockerung übrigbleibende Teil des Grundgewebes, und durch den Zusammenschluss der Retikulumzellen bilden sich die grösseren Trabekel.

Orth's Inauguraldissertation (1870) erwähne ich hier nur, da mehrere Verfasser, u. a. Chievitz, Gulland und Saxer, bereits gezeigt haben, dass die Bildungen, die er als Lymphdrüsenanlagen beschreibt, vielmehr sympathische Ganglien waren.

---

[1]) Ich habe in der Literatur keine allgemeiner angenommene Terminologie über die Lymphbahnen in der Lymphdrüse finden können. Der Lymphraum zwischen der Kapsel und dem Parenchym wird bald „Lymphsinus" (His), bald „Rindensinus", bald „äusserer Grenzsinus" genannt, und auch für die inneren Lymphwege wird die Benennung „Lymphsinus" angewendet. Dagegen hat Toldt's Ausdruck für den Lymphraum, der das Parenchym nach dem Hilusstroma zu begrenzt, nämlich „Terminalsinus", allgemeine Aufnahme gefunden. Der Deutlichkeit halber wende ich in meiner Arbeit folgende Terminologie an:

Marginalsinus = His' Lymphsinus.
Terminalsinus = Toldt's Terminalsinus.
Intermediärsinus = innere Lymphbahnen.

wodurch es begreiflich wird, dass es ihm schwer wurde, Sertoli zu bestätigen.

Klein (1873) beschreibt im Kaninchenomentum vorkommende Anhäufungen — Noduli — eines Retikulums mit einliegenden lymphoiden Zellen im Anschluss an die dort befindlichen Lymphgefässe. Er spricht von peri- und endolymphatischen Noduli, je nachdem sie ausserhalb oder innerhalb der Lymphgefässe sich bilden, und weist auf die grosse Ähnlichkeit dieser Bildungen mit den Lymphdrüsen in frühen Embryonalstadien hin.

Chievitz's Arbeit (1881) über diesen Gegenstand ist viel eingehender als die bisher erwähnten. Sein jüngstes Untersuchungsobjekt war ein 11 Wochen altes Menschenembryo. In der Fossa subinguinalis waren hier keine Lymphdrüsenanlagen wahrzunehmen. Dagegen fand er in der Axilla „längliche Lücken", zwischen denen das Bindegewebe verdichtet, kernreicher als in der Umgebung war. Bei den folgenden Stadien untersuchte er ausschliesslich die Leistendrüsen. Beim 13-wöchigen Embryo war jede Drüsenanlage von einem weiten Spalt umgeben, der dem Marginalsinus entspricht, und ausserhalb derselben fand sich eine Andeutung zur Kapsel. Von ihr gingen kernreiche Bindegewebsstränge aus, die den Sinus durchkreuzten und in die Drüsensubstanz eindrangen. Einen solchen gröberen Strang erachtete er als möglicherweise der Lage nach dem Hilus entsprechend. Die meisten dieser Bindegewebsstränge verschwinden aber, wie Chievitz fand, im weiteren Verlaufe. Ein den Sinus durchziehendes Retikulum wurde in diesem Stadium nicht angetroffen. Bei einem 14 Wochen alten Embryo war die Kapsel deutlich entwickelt, ebenso der Marginalsinus und von der Kapsel ausgehende Septa, wodurch die Drüse ein gelapptes Aussehen erhielt. Das Parenchym war bereits in Mark- und Rindensubstanz differenziert. Ein Hilusstroma vermochte jedoch Chievitz noch nicht wahrzunehmen. Da er nicht immer die Markstränge durch scharf begrenzte Spalten von einander getrennt fand, vielmehr das Gewebe zwischen ihnen oft nur zellarm und aufgelockert war, so meinte er, dass die Intermediärsinus mindestens zum Teil sekundär entständen und nicht nur durch Umformung gewisser Teile des Lymphgefässplexus. Bei einem 16 Wochen und einem andern 6 Monate alten Embryo stimmte das Totalbild mit

dem im letzterwähnten Stadium überein. Ein Sinusretikulum war nun aufgetreten. Bei einem 7 Monate alten Fötus war ein deutliches Hilusstroma entwickelt, und bei dem neugeborenen Kinde war das Bild ungefähr dasselbe wie beim Erwachsenen. Die Entwicklung des Trabekelwerkes konnte er nicht verfolgen.

Conil (1890) fand Lymphdrüsenanlagen erst bei einem $4^1/_2$ Monate alten menschlichen Embryo.

Gulland (1894), dessen Arbeit die vollständigste ist, die wir bisher auf diesem Gebiete besitzen, ist betreffs der Punkte, die meine Untersuchung berühren, zu folgenden Resultaten gekommen:

„In very young mammalian embryos there are no lymphatic vessels. Lymphatic vessels are first observed in a sheep fœtus, $1^1/_2$ in. long, and they appear before there is any trace of lymphatic glands in the body. The connective tissue when they appear is already distinctly fibrillated, and the vessels arise by dilatation of preexisting connective tissue spaces in the line of the greatest lymph flow. Part of the fibres or membranes lining these spaces remain as the wall of the lymphatic vessel, part are ruptured or absorbed; the nuclei of the connective tissue remain as the nuclei of the vascular endothelium. — — —

The *primary lymphatic glands* are those in the neck, groin, and at the root of the mesentery: these glands are the first to develop, and are all fully developed in fœtal life.

The *secondary lymphatic glands* are those at the bend of the elbow, in the popliteal space, in the mesentery, round the aorta and iliac arteries, etc., and are developed in some animals in fœtal life, in others not till after birth, and sometimes imperfectly even in the adult.

The *tertiary lymphatic glands* are formed in adult life on some special occasion, during the exceptional activity of some organ, or in pathological conditions.

Primary lymph glands all appear at points towards which numbers of lymph vessels converge, and where they meet by anastomosing to form a plexus; these plexuses are all situated near large arteries, and are well supplied with branches from them.

The *lymph vessels of this plexus* do not form the gland, though some remain to form the external sinus, others as the afferent and efferent vessels. The gland arises from nodules of connective tissue, surrounded by the plexus, traversed by an artery or running near an artery, in which the formation of capillary branches of the artery goes on rapidly. — — —

The *external sinus* arises from the lymphatics of the plexus which pass round the nodule. The septa between them are thinned by the functional dilatation of the vessels, till only a few are left; one main bridge carries the blood vessels. Most of the numerous delicate trabeculæ in the

sinus surrounding the adult gland are of later formation. The sinus is relatively much wider in early fœtal life than in the adult; it is encroached upon by the growth of the gland, which also forms the capsule by compressing the tissue around.

The *main trabeculæ* of the adult gland are produced by the folding of the capsule from unequal nodular growth of the gland due to unequal distribution of the blood vessels. The folds thus formed are included in the gland with parts of the original external sinus round them, which form the lymph sinuses lying between the compartments of the cortex. — — — The *intra-glandular lymphatic vessels* appear as a lymph system for the gland itself, formed only after the gland has become very vascular, and after the lymph exuded or secreted into its tissues requires to be carried away. They appear as dilated connective tissue spaces, formed like the primary lymphatics, and communicate distally with unaltered spaces, while proximally they anastomose to form a network whence lymph vessels pass out at the point of entrance of the blood vessels. The bridge of tissue which carried these into the gland has increased with the increase in size of the blood vessels, and a true *hilus* is thus formed. The lymph vessels from the hilus open into some of the pre-existing efferent vessels. — — — *Secondary and tertiary glands* probably develop in a similar way to the primary glands.“

Saxer (1896) sagt u. a. bei der Zusammenfassung seiner Resultate:

„Ich sehe mit Gulland und früheren Beobachtern zuerst die Lymphgefässe auftreten (Rinds- und Schafsembryonen von 2½ cm Länge). Später bilden dieselben Plexus, welche die erste Anlage der Lymphdrüse darstellen. Das Bindegewebe zwischen den Lymphgefässen des Plexus zeigt zuerst eine balkenartige Anordnung, während es später einen oder mehrere kompakte Kerne oder Inseln innerhalb derselben bildet. (Rindsembryo 4½ cm). Das diese Balken oder Kerne bildende Bindegewebe ist von Anfang an engmaschiger als das umgebende und reich an Blutgefässen und deren Sprossen sowie an (anfänglich sehr feinen) Lymphgefässen (in diesem Punkte weiche ich von Gulland ab). In frühester Zeit (in meinen Präparaten in den ersten solchen Bildungen, die ich konstatieren konnte, Rindsembryo von 4½ cm) treten in diesem Bindegewebe dichte Herde von kleinen Zellen auf, wie sie schon vor dem Erscheinen der Plexusbildungen an allen möglichen Stellen im Bindegewebe nachgewiesen werden konnten (Rindsembryo von 2½ cm). Alle Elemente der späteren Drüse sind schon zu einer Zeit vorhanden, wo die Ausbildung des Ganzen eine noch relativ geringe ist. Der ursprüngliche Lymphgefässplexus wird zum grössten Teil äusserer Sinus. In dem Falle, dass sich von Anfang an mehrere Bindegewebskerne fanden, aus denen später eine Drüse wird, wie ich es bei den Cervikaldrüsen öfters getroffen habe, ist natürlich auch der betreffende Abschnitt der intraglandulären Lymphbahnen darauf zurückzuführen. Die Hauptmasse der letzteren aber entsteht durch die Weiterentwicklung des von Anfang an vorhandenen innerhalb des Bindegewebskerns gelegenen Lymphgefässsystemes.“

Bezüglich der Bildungsweise der Follikeln fährt er fort:

„Durch die weiterschreitende Infiltration des Grundgewebes und Vorwölbung gegen die Lymphbahnen entstehen die Follikel.“

Ranvier, der in den Jahren 1895 und 1896 eine Reihe von Arbeiten über die Morphologie und Entwicklung des Lymphsystems veröffentlichte, hat darin auch die Frage nach der Embryologie der Lymphdrüsen berührt. Ausserhalb eines bereits gebildeten Lymphgefässes entsteht durch Proliferation in dem Bindegewebe ein Nodulus oder Follikel, von einem reichen Netzwerk von Blutkapillaren ernährt. Das Lymphgefäss, nimmt nun der Verfasser an, atrophiert an der Stelle, wo der Follikel ihm anliegt. Der untere Teil dieses Lymphgefässes bleibt als Vas afferens zurück, der obere wird zum Vas efferens. Aus diesem letzteren wachsen knospenartige Verlängerungen in den Follikel ein. Dadurch wird dieser von einem Netzwerk von Lymphbahnen durchzogen, wird, wie Ranvier selbst sagt, ein „Angioma simplex“, um später in ein „Kavernöses Angiom“ überzugehen. Bezüglich des Stützgewebes sagt er: „Les cloisons, formées de simples filaments, ne sont autre chose que les parties persistantes de la paroi des lymphatiques à la fin du processus de cavernisation.“

Von seiner speziellen Auffassung von der Entwicklung des Bindegewebes aus einer hyalinen, kompakten und kontinuierlichen Protoplasmamasse mit eingestreuten Kernen ausgehend, beschreibt Retterer (1900) die Histogenese der Lymphdrüse auf folgende Weise:

„Au lieu d'élection du futur ganglion et au voisinage des vaisseaux sanguins et lymphatiques, l'hyaloplasma du tissu réticulé à mailles pleines se fluidefie est disparaît; ce tissu réticulé se transforme ainsi en un plexus de vaisseaux lymphatiques. Le réticulum chromophile qui persiste continue à cloisonner les espaces caverneux, qui s'étaient formés auparavant. Ensuite, par divisions successives, les éléments chromophiles se transforment en cellules à protoplasma dense et fusionné qui constituent des traînées anastomosées, ébauches du tissu ganglionnaire.“

In der neuen Auflage von Koellikers „Handbuch der Gewebelehre des Menschen“ (1902) gibt von Ebner eine Darstellung der bisher auf diesem Gebiete gewonnenen Ergebnisse. Diese Darstellung scheint mir, insoweit sie sich auf Gulland beruft, nicht völlig mit den Angaben übereinzustimmen, die man bei diesem selbst findet, und ich glaube hier dies erwähnen zu müssen. v. Ebner schreibt nämlich:

„Die Entwicklung der Lymphknoten ist, wie die der Lymphgefässe, schwer zu verfolgen. Erst in neuerer Zeit gab Gulland eine eingehende Darstellung auf Grund der Untersuchung von Serienschnitten an vielen Embryonen. — — — An den Stellen, wo Lymphknoten sich entwickeln, treten zunächst Geflechte von Lymphgefässen auf, welche reine Endothelröhren im embryonalen Bindegewebe darstellen. Die Lymphknotenanlagen treten zugleich mit Blutgefässen als zellenreiche Klümpchen im Mesodermgewebe zwischen den Lymphgefässmaschen auf. Die embryonalen Lymphknoten legen sich an ein Lymphgefäss an, das zum Rindensinus wird, welcher zuerst ein gemeinsamer für die ganze Drüse ist. Erst sekundär wachsen Bälkchen durch den Rindensinus, welche später zur Abgrenzung von Rindenknötchen führen, während die äussere Wand des Sinus zur Kapsel sich verdickt. Die Drüse liegt dem noch ungeteilten Sinus erst seitlich an und an der dem Sinus gegenüberliegenden Seite treten die Blutgefässe ein und aus. Der embryonale Lymphknoten stülpt also die Wand eines Lymphgefässes in ähnlicher Weise ein, wie ein embryonaler Nierenknäuel die Wand eines Harnkanälchens. Die *Vasa efferentia* stehen zunächst mit dem Rindensinus ebenso durch Netze in Verbindung, wie die *Vasa afferentia:* Der Drüsenkörper selbst enthält anfänglich keine Lymphbahnen. Diese treten erst spät — wie die ersten Lymphgefässe nach Gulland überhaupt — als unzusammenhängende Spalten im Gewebe auf, die sich dann vom Hilus aus mit den *Vasa afferentia* in Verbindung setzen, während der ursprünglich weite Zusammenhang der letzteren mit dem Rindensinus verschwindet und andererseits die im einheitlichen Drüsenkörper selbständig entstehenden Lymphbahnen auch mit dem Rindensinus und dadurch mit den in diesen eintretenden *Vasa afferentia* Verbindungen gewinnen. Bei älteren Embryonen sind bereits alle wesentlichen Teile der Lymphknoten ausgebildet. — — —“

Man findet also nahezu in allen Hauptpunkten strittige Angaben in der Literatur über die Entwicklung der Lymphdrüsen. Dass die Lymphgefässe früher als die Drüsen bestehen, darin sind allerdings die meisten einig. Betreffs der Entstehung der eigenen Lymphbahnen der Lymphdrüse, der Bildungsweise des Sinusretikulums und der Trabekeln und nicht zum wenigsten betreffs der Histogenese des adenoiden Gewebes (auf diese letzgenannte Frage gehe ich indessen hier nicht ein) sind die Ansichten dagegen sehr geteilt.

Der Marginalsinus ist nach Sertoli und Ranvier eine Bildung sekundären Ursprungs, während Chievitz, Gulland und Saxer übereinstimmend ihn aus primär vorhandenen Lymphgefässen herleiten. Chievitz geht nicht näher auf die Frage nach seiner Herkunft ein. Gulland und Saxer lassen ihn durch Verschmelzung netzförmig angeordneter Lympfgefässe entstehen, in deren Maschen die Anlage der Drüse stattfindet.

Die Intermediärsinus entstehen nach Saxer durch Entwicklung der von Anfang an in der Lymphdrüsenanlage vorhandenen feinen Lymphgefässe. Nach Sertoli und Chievitz entstehen sie teilweise durch Umbildung eines Teiles des primär vorhandenen Lymphgefässplexus, teilweise durch sekundäres Eindringen der Gefässe in die Drüsenanlage, nach Gulland und Ranvier ausschliesslich auf letztgenannte Weise. Hierbei lassen Sertoli und Chievitz die neuen Lymphwege durch Auflockerung des Bindegewebes in der Drüse entstehen, Gulland durch Erweiterung der präexistierenden Bindegewebsspalten, Ranvier hingegen durch Sprossenbildung aus dem Lymphgefässendothel.

Das den Lymphsinus durchziehende Retikulum besteht nach Sertoli aus Bindegewebszellen, die bei der Auflockerung des Gewebes zu Lymphgefässen übrig bleiben. Chievitz und Gulland geben dagegen an, dass dasselbe sekundär entsteht, ohne auf die Frage nach seiner Bildung näher einzugehen. Nach Ranvier endlich sind es übriggebliebene Reste der Lymphgefässwände, wo diese übrigens konfluiert sind.

Die Trabekel werden von Sertoli als Produkte der Retikulumzellen bezeichnet. Chievitz lässt diesen Punkt unerörtert, und Gulland meint, sie seien durch Invagination der Kapsel entstanden.

Dass diese Divergenz der Ansichten zum grossen Teil durch die Unklarheit bedingt ist, die bis in die letzte Zeit betreffs der Entwicklungsweise der Lymphgefässe selbst geherrscht hat, ist ganz offenbar. Wir finden danach auf der einen Seite Sertoli, Chievitz, Gulland und Saxer, welche der Ansicht sind, dass die Lymphgefässe durch Dilatation der Bindegewebsspalten entstehen, und Retterer, der in der Fluidisierung und dem Verschwinden des Hyaloplasmas ihre Entstehungsweise sieht. Auf der anderen Seite stehen die älteren Verfasser Lauth, Breschet, Engel und in letzter Zeit Ranvier, welche meinen, dass die Lymphgefässe in dem Bindegewebe mit blinden Enden oder Sprossen fortwachsen. Ranviers Hypothese, welche die Lymphgefässe ursprünglich aus dem Venensystem auf eine Weise herauswachsen lässt, die in gewissem Grade mit der Entwicklung einer Drüse aus dem Epithel vergleichbar ist, hat eine wichtige Bestätigung durch eine Untersuchung von Fl. Sabin (1902) erhalten. Dieses Fortwachsen der Lymphgefässe in zentrifugaler

Richtung mit geschlossenen Enden wird auch von Mac Callum (1902) bestätigt, wenn auch seine Darstellung in gewissen Einzelheiten von der Ranviers abweicht.

Eine Untersuchung der Entwicklung der Lymphdrüsen hat mit dieser unserer erweiterten Einsicht in die Bildungsweise der Lymphgefässe einen festeren Ausgangspunkt erhalten.

Eigene Untersuchungen.

Material und Methode.

Für das Studium der früheren Entwicklungsstadien der Lymphdrüsen habe ich die schönen Serien von menschlichen Embryos angewendet, die in dem hiesigen anatomischen Institut vorhanden sind (die Embryos I, II und III), und die Herr Professor Hammar in entgegenkommender Weise mir zur Verfügung gestellt hat. Sowohl für diese wie für spätere Stadien wählte ich die Axilla als hauptsächliches Untersuchungsgebiet. Ich tat dieses aus mehreren Gründen. Teils waren frühere Untersuchungen den Mesenterial- und Inguinaldrüsen zugewandt worden, während über die Axillardrüsen wenige Beobachtungen vorlagen, teils hielt ich dafür, dass diese durch ihre Lage neben den grossen Gefäss- und Nervenstämmen in topographischer Hinsicht Vorteile erböten. Die Axilla ist ausserdem für unseren Zweck besonders geeignet wegen ihres Reichtums an Drüsen.

Bei den älteren Stadien wurde der ganze Inhalt der Fossa axillaris nebst daransitzender Haut herauspräpariert. Diese Stücke wurden in Paraffin eingebettet, mit dem Mikrotom geschnitten und in vollständigen Serien mit Karboleiweis aufgeklebt. Im allgemeinen genügte für meinen Zweck Färbung mit Hämatoxylin und Eosin, jedoch wandte ich für das Studium des Stützgewebes spezielle Bindegewebsfärbungen an wie die von Hansen und Mallory, die letztere modifiziert von Fl. Sabin (The American Journal of Anatomy Vol. 1, No. 3, 1902). Alle Präparate wurden in Balsam montiert.

Dass es wichtig ist, bei einer Untersuchung der Entwicklung der Lymphdrüsen vollständige Schnittserien anzuwenden, hat schon Gulland eingesehen, der auch solche seinen Beobachtungen zu Grunde legte. Alle früheren Untersucher scheinen nur eine geringe Anzahl von Schnitten angewendet zu haben. Dass die auf vereinzelte Schnitte gegründete Vorstellung von der Morphologie

der Lymphdrüsen nicht sehr zuverlässig sein kann, ist leicht einzusehen. Überall, wo kompliziertere Formverhältnisse auftraten, habe ich auf Anraten seitens des Herrn Professor Hammar von den Schnittserien Rekonstruktionen nach Borns Methode gemacht. Bei den Stadien III und IV wurde das adenoide Gewebe und bei dem letzteren ausserdem auch die Lymphbahnen rekonstruiert, beim Stadium VII und beim Erwachsenen nur diese (bei den letzgenannten Stadien erhält man nämlich, indem man die Lymphbahnen in einer Drüse rekonstruiert, gleichzeitig auch ein Negativ des adenoiden Gewebes).

Die erwachsene Lymphdrüse, die ich modelliert habe, war auch von der Axilla genommen (ungefähr 5 mm gross). Sie war vortrefflich in $^1/_3$ Alkohol von Ranvier fixiert. Die Lymphbahnen waren offen, leicht zu finden, und sie eignete sich daher ausgezeichnet zur Rekonstruktion.

Aus Gründen, die weiter unten erwähnt werden sollen, dehnte ich meine Untersuchung bezüglich gewisser Punkte auch auf die ausgewachsenen Lymphdrüsen aus. Zu diesem Zweck wurden an Leichen ganze Lymphdrüsenpakete der Axilla entnommen und in Formalin fixiert. Sie wurden in Boraxkarmin durchgefärbt, in Alkohol mit $^1/_2$ pCt. Salzsäure differenziert, in Celloidin eingebettet und so gross geschnitten, als das Mikrotom es erlaubte.

Ich gebe hier eine Zusammenstellung des menschlichen Materials, das ich bei meiner Untersuchung angewendet habe:

Nummer des Embryos (Modells)	Länge des Embryos	Geschätztes Alter	Nummer des Embryos (Modells)	Länge des Embryos	Geschätztes Alter
I	21,1 mm Nl.	7-8 Wochen	VI	16 cm St.-Sch.	5-6 Monate
II	31 mm St.-Sch.	3 Monate	VII (D)	27 cm St.-Sch.	7-8 Monate
III (A)	70 mm St.-Sch.	3-4 Monate	VIII	30 cm St.-Sch.	8 Monate
IV (B.u.C.)	10,6 cm St.-Sch.	4-5 Monate	IX	—	reif
V	12,5 cm St.-Sch.	4-5 Monate	X (E)	—	25jähr. Mann

Embryo I.

Der jüngste von mir untersuchte Embryo stammt aus der siebenten oder achten Woche (21,1 mm Nl.). Längs den Vasa axillaria läuft hier ein grösseres Lymphgefäss. Es löst sich distal in eine Menge feiner Äste auf, die nach verschiedenen

Richtungen in die Axilla ausstrahlen. Verfolgt man einen solchen Ast, so findet man, dass er allmählich dünner und dünner wird, bis er schliesslich gänzlich aufhört. Man hat den deutlichen Eindruck, dass es sich hier um Lymphgefässe handelt, die dabei sind im Bindegewebe weiterzuwachsen. Sie sind noch nicht bis zum unteren Teil der Axilla oder bis zur oberen Extremität vorgedrungen. Sowohl das grössere Gefäss als die feinen distalen Endverzweigungen sind von Endothelzellen gut begrenzt.

Das Bindegewebe in der Axilla ist von gewöhnlichem embryonalem Typus. Lymphdrüsen sind noch nicht zu sehen.

Embryo II.

Ein 31 mm[1]) langer Embryo, ungefähr drei Monate alt, zeigt die weitere Entwicklung der Lymphgefässe. In der Mitte der Axilla in der Nähe der Gefäss- und Nervenstämme sieht man sie nun ein ziemlich reiches Netzwerk bilden, das proximal und distal in einzelne Stämme übergeht. Auch in der oberen Extremität lässt sich nun das eine und andere Lymphgefäss verfolgen.

Es zeigt dieses Stadium ausserdem interessante Veränderungen im Bindegewebe innerhalb der Maschen des eben genannten Lymphgefässnetzwerkes. An einigen Stellen sieht das Gewebe nämlich dichter aus als sonst, markiert sich durch einen grösseren Zellenreichtum.

Die Zellen, die diese Verdichtung bedingen, scheinen in überwiegendem Grade, vielleicht ausschliesslich den Charakter fixer Bindegewebszellen zu haben. Diese zellreicheren Gebiete gehen ohne scharfe Grenze in das umgebende Gewebe über, indem die Anzahl der Zellen allmählich nach aussen hin abnimmt.

Embryo III.

Der Embryo dürfte dem Beginn des vierten Monats entsprechen (70 mm lang). Die eben geschilderten Verhältnisse sind hier noch mehr ausgeprägt. Das Lymphgefässnetz ist jetzt in der ganzen Axilla und auch in den vor der Axilla gelegenen Partien der Brustkorbwand ausgebreitet. Es ist jedoch noch

---

[1]) Die Masse, die im Folgenden gegeben werden, bezeichnen die Steiss-Scheitellänge.

immer am reichsten in der Mitte der Axilla. Hier sind auch die Veränderungen des Bindegewebes stärker in die Augen fallend. Wir finden jetzt zwischen den Lymphgefässen ein ausgedehntes zellenreiches Gebiet, in welchem unter blassen, ovalen Kernen auch andere von runder Form und dunklerer Färbung vorkommen, und welches schon dadurch an adenoides Gewebe erinnert. Auch im oberen Teil der Axilla, gleich unterhalb des Schlüsselbeins und in dem obenerwähnten Gebiet der Brustkorbwand sehen wir derartige verdichtete Partien, obwohl sie hier nicht so ausgebreitet sind, wie an erstgenannter Stelle.

Dieses in der Mitte der Axilla vorkommende zellenreiche, an adenoides Gewebe erinnernde Gebiet ist in Modell A (Rekonstruktion bei 125 maliger Vergrösserung, Fig. 1 und 2) wiedergegeben. Es bildet, wie wir sehen, eine einheitliche zusammenhängende unregelmässige Masse, die die Maschen des Lymphgefässnetzes ausfüllt. Da diese Maschen nach Form und Grösse beträchtlich verschieden sind, erhält auch die adenoide Gewebsmasse ein höchst unregelmässiges Aussehen. Bald bildet es dünne abgeplattete Stränge, bald sind diese zu grossen irregulären Klumpen angeschwollen. Besonders in diesen letzteren sieht man an mehreren Stellen in meinem Modell, wie die Lymphgefässe (l. s.) auf dem Wege sind hineinzuwachsen, um sie in kleinere Partien zu zerteilen. Nach aussen steht die zellreiche Masse in Kontinuität mit dem umgebenden Bindegewebe mittels relativ dicker, zellärmerer Stränge, die die Maschen des Lymphgefässnetzes (b) ausfüllen. Dadurch, dass der Kernreichtum an den betreffenden Punkten ziemlich schnell aufhört, wird die zellreiche Partie ziemlich scharf von der Umgebung abgegrenzt (s. das Schnittbild Fig. 11). In den Bindegewebssepta zwischen den Lymphgefässen sieht man oft feine Blutgefässe sich hinziehen, die sich in ein reiches, das betreffende Gebiet durchziehende Netzwerk von Blutkapillaren auflösen.

Was stellen nun diese an verschiedenen Stellen im Lymphgefässnetzwerk vorkommenden zellreichen Gebiete dar? Um eine Antwort auf diese Frage zu erhalten, erinnern wir uns daran, wie die Lymphdrüsen in der Axilla bei den Erwachsenen sich verhalten. Quain (Elements of Anatomy, 1899, Vol. II, Part. II, S. 56) sagt, dass die Lymphdrüsen in der Axilla sowohl der Grösse wie der Zahl nach bei verschiedenen Individuen stark

variieren. Sie bilden gewöhnlich vier Gruppen. Die grösste derselben — die eigentliche axillare — besteht meistens aus zwölf oder mehr Drüsen und liegt längs den Axillargefässen, die Lymphgefässe von der oberen Extremität aufnehmend. Weiter nach vorn auf der Brustkorbwand, auf dem Serratus magnus sind die Lymphdrüsen zu einer Pektoralgruppe vereinigt, und im hinteren Teil der Axilla, um die Subskapulargefässe herum, finden sich drei oder vier Drüsen, die Quain subskapulare nennt. Endlich beschreibt er auch eine infraklavikulare Gruppe, die unmittelbar unterhalb des Schlüsselbeins zwischen dem Pectoralis major und dem Deltoides liegt.

Es besteht, wie wir sehen, eine auffallende Übereinstimmung in der topographischen Lage zwischen den ausgewachsenen Lymphdrüsen in der Axilla und den obengenannten in dem Lymphgefässplexus befindlichen zellreichen Gebieten. Offenbar haben wir es hier mit einheitlichen Anlagen zu den verschiedenen axillaren Lymphdrüsengruppen zu tun. Die grosse, in der Mitte der Axilla, in der Nähe der Axillargefässe belegene Partie, die meiner Rekonstruktion zu Grunde gelegen hat, entspricht der eigentlichen axillaren Lmphdrüsengruppe. Auch für die übrigen Gruppen mit Ausnahme der subskapularen finden sich, wie erwähnt, bereits Anlagen. Wie die späteren Entwicklungsstadien lehren, erfahren die einheitlichen Anlagen für die Lymphdrüsengruppen oder die allgemeinen Lymphdrüsenanlagen, wie wir sie nennen können, im Laufe der Entwicklung eine Teilung in grössere und kleinere Partien, die die speziellen Anlagen für die einzelnen axillaren Lymphdrüsen bilden.

Embryo IV.

Der Embryo gehört in den fünften Monat (10,6 cm lang). Die allgemeine Drüsenanlage[1]) hat hier begonnen sich in kleinere Partien zu teilen, die den Anlagen für die einzelnen Drüsen entsprechen (Modell B, Rekonstruktion bei ungefähr 85 maliger Vergrösserung, Fig. 3 und 4). Noch ist es jedoch erst an einer geringen Anzahl von Stellen zu vollständiger Abschnürung gekommen. Dadurch ist die allgemeine Drüsen-

[1]) Auch bei diesem Stadium, gleich wie bei den folgenden, bezieht sich meine Beschreibung auf die eigentlichen axillaren Lymphdrüsen.

anlage in zwei unregelmässige C-förmige Massen, von denen die eine proximal, die andere distal in der Axilla liegt, und einige wenige vollständig isolierte Drüsenanlagen, die zur Seite der eben erwähnten Massen liegen, geteilt worden. Die zwei erstgenannten Massen zeigen an vielen Stellen seichtere und tiefere Einschnürungen (+; in meinem Modell sind an der proximalen Masse sechs, an der distalen fünf solche sichtbar), welche offenbar den Grenzen zwischen den werdenden speziellen Drüsenanlagen entsprechen. An diesen Punkten nähern sich die Lymphgefässe einander, die adenoide Gewebsmasse gleichsam abschnürend. Möglicherweise haben wir in diesem Einwachsen des Lymphgefässe wenigstens zum Teil die Ursache der Teilung der allgemeinen Drüsenanlage zu sehen. Diese Teilung geschieht an sehr unregelmässig gelegenen Stellen. Infolgedessen variieren die abgeschnürten Drüsenanlagen beträchtlich ihrer Grösse nach, was für die Beurteilung der Verhältnisse in späteren Stadien von Interesse ist. Was die Form dieser speziellen Anlagen betrifft, so wechselt sie auch recht bedeutend. Bald findet man sie als runde, bald als ovale, bald als mehr langgestreckte Bildungen.

Die Beziehung zwischen diesen in der Ausbildung befindlichen speziellen Lymphdrüsenanlagen einerseits und den Lymphgefässen andererseits ist aus dem Schnittbilde (Fig. 12) ersichtlich, das einen der mittleren Schnitte durch die Axilla wiedergiebt. Vier Anlagen sind hier angeschnitten worden. Sie liegen ziemlich weit von einander und erscheinen dadurch als mehr selbständige Bildungen. Dass das nicht der Fall ist, hat mein eben beschriebenes Modell gezeigt. Die Lymphgefässe (pl. m.) um die Anlagen herum weisen nun nicht mehr, wie im vorhergehenden Stadium, grosse offene Lumina auf. Sie sind vermutlich dadurch, dass die Anlagen schneller als die übrigen Gewebsbestandteile gewachsen sind, verdrängt worden. Man sieht sie hier als schmale spaltförmige Räume in der Peripherie der Anlagen. Zwischen den verschiedenen Drüsen erblickt man die Lymphgefässe, die den übrigen Teil des grossen Plexus der Axilla bilden, und die natürlich dadurch die Lymphsysteme der Drüsen mit einander verbinden, mit anderen Worten die Vasa afferentia und efferentia derselben bilden.

Modell C (Fig. 5) gibt eine Rekonstruktion der Lymphgefässe wieder, die zunächst ausserhalb einer Drüsenanlage (der in Fig. 4

mit s bezeichneten) liegen, bei 125maliger Vergrösserung modelliert. Die Lymphgefässe bilden hier, wie wir sehen, unregelmässige abgeplattete Räume, die mit einander zu einem dichten Netzwerk verbunden sind, das korbartig das künftige Drüsenparenchym auf allen Seiten umschliesst. Dieses Flechtwerk von Lymphräumen (mit Rücksicht auf seine definitive Bestimmung könnte man es als Marginalplexus, pl. m., bezeichnen) steht an mehreren Stellen (in meinem Modell an 17 Stellen) mit den angrenzenden Lymphgefässen (l.) in Verbindung, denselben Gefässen, die wir in Fig. 12 im Bindegewebe zwischen den Lymphdrüsen liegen sahen. Ein typischer Unterschied zwischen Vasa afferentia und efferentia ist noch nicht vorhanden.

Alle Lymphgefässe, sowohl die, welche dem Drüsenparenchym zunächst liegen, als die übrigen, zeigen auch hier eine kontinuierliche Endothelbekleidung. Besonders will ich auf das Vorkommen derselben hinweisen, wo die Lymphgefässe dem Parenchym anliegen. An der einen und anderen Stelle sind nun Wanderzellen in ihrem Innern sichtbar, jedoch noch sehr spärlich. Fixe cellulare Elemente in der Lumina der Lymphwege findet man in diesem Stadium nicht.

Zunächst ausserhalb des beschriebenen perinodularen Lymphgefässnetzes hat das Bindegewebe an Festigkeit zugenommen, sodass es also die erste Andeutung zu einer Kapsel um das ganze herum bildet. Diese zeigt noch vorzugsweise cellularen Charakter. Die feinen Fäden, die hier vorkommen, nehmen bei Färbung nach Hansen nicht die rote Farbe an wie die übrigen im Mesenchym. Von dieser Kapsel aus lassen sich gefässführende Bindegewebsstränge (b.) von ähnlichem Bau, die die Interstitien im Lymphgefässnetz ausfüllen, in die Drüsenanlage hinein verfolgen. Auf diesen Wegen gelangen die Blutgefässe ins Innere der Drüsenanlage. Ein besonderer Hilus lässt sich in diesem Stadium nicht nachweisen.

Es zeigt dieses Stadium also die Anlagen der einzelnen Lymphdrüsen während der Abschnürung von der allgemeinen für die ganze Gruppe gemeinsamen Anlage. Wo diese ihre Isolierung bereits abgeschlossen ist, erscheint die spezielle Drüsenanlage als ein adenoider Nodulus, umsponnen von einem Lymphgefässnetz und umgeben von einer verdichteten Bindegewebsschicht. Jeder ausgeprägte

Unterschied zwischen Vasa afferentia und efferentia fehlt noch, wie auch jedes Retikulum im Innern der Lymphbahnen. Nichtsdestoweniger lässt sich das äussere Lymphgefässnetz, wie die spätere Entwicklung bestätigt, als Anlage zum Marginalsinus identifizieren. Ein Hilus resp. Hilusbindegewebe lässt sich noch nicht nachweisen, und damit fehlt auch noch bis auf weiteres jede Andeutung zu einem Terminalsinus. Auch sind Intermediärsinus noch nicht der Anlage nach vorhanden; der Nodulus stellt sich noch als eine völlig kompakte Masse dar.

Embryo V.

Dieser Embryo ist 12,5 cm lang und stammt wahrscheinlich aus der späteren Hälfte des fünften Fötalmonats. Die Entwicklung der Drüsen ist hier ziemlich weit vorgeschritten. Jedoch gilt dieses nicht in gleich hohem Grade von allen Drüsen. Sogar die verschiedenen Drüsen in einer und derselben Gruppe weichen im Aussehen recht sehr von einander ab, ein Verhältnis, das in allen folgenden Entwicklungsstadien wiederkehrt — ja, auch beim Erwachsenen. Ich beginne mit den kleineren, die offenbar in der Entwicklung am wenigsten vorgeschritten sind.

In Fig. 13 sehen wir eine solche Drüse. Der Schnitt, der hier abgezeichnet ist, hat die rundovale Bildung nahezu halbiert. Zu innerst liegt das gleichfalls runde, kernreiche Parenchym und rund herum ein fast kontinuierlicher Lymphraum (sin. m.), nur an einer Stelle von einem dickeren, gefässführenden Bindegewebsstrang durchzogen. Ein Vergleich mit den übrigen Schnitten in der Serie zeigt, dass dieses die einzige Stelle in der Drüse ist, wo ein solcher Gefässkomplex in dieselbe eindringt. Wir haben daher hier offenbar die Entsprechung zu dem künftigen Hilus (hil.) mit seinem Bindegewebe. Gleich daneben findet sich ein durchschnittenes Lymphgefäss. In einem der folgenden Schnitte scheint dieses an der Hilusstelle in Zusammenhang mit dem Lymphraum zu stehen. Es ist vermutlich ein Vas efferens (vas e). Auch an der andern Seite der Drüse sehen wir ein Lymphgefäss, das in den Lymphraum einmündet, und es dürfte dieses als ein Vas afferens (vas a.) aufzufassen sein. Das den Lymphraum umschliessende Bindegewebe ist zu einer ziemlich deutlichen Kapsel (k.) verdichtet. Bloss ganz vereinzelte und feine Bindegewebsstränge passieren von der Innenseite der Kapsel aus in das Parenchym, den Lymphraum durchkreuzend.

Der Lymphraum, den wir nun mit gutem Recht den Marginalsinus (sin. m.) nennen können, zeigt in seinem Innern eine wichtige Veränderung. Wir fanden bei dem vorhergehenden Stadium, dass die Lumina der das Parenchym umgebenden Lymphgefässe fixer cellularer Elemente ermangelten. Hier dagegen sind solche hinzugekommen. In Fig. 15 sieht man einen Teil des Sinus mit umgebendem Parenchym und Bindegewebskapsel. Hier und da in demselben, aber noch sehr spärlich, sehen wir ovale, abgeplattete, blass gefärbte Kerne (sin. r.), von einem Protoplasma umgeben, das bald in feine Fäden, bald in dünnere, häutchenähnliche Ausläufer endigt; diese Ausläufer stehen mit den platten Endothelzellen in Verbindung, die den Sinus sowohl gegen die Kapsel wie gegen das Parenchym hin begrenzen. Sie bilden zusammen ein Netzwerk von protoplasmatischen Fäden oder Häutchen, das den Sinus durchzieht. In den Maschen innerhalb dieses Netzwerks liegt hier und da eine Wanderzelle. In gewissen Teilen des Sinus gewahrt man ausserdem koagulierte Lymphe.

Wir haben also das erste Auftreten eines Sinusretikulum konstatiert, das in dem vorhergehenden Stadium gänzlich fehlte. Auf die Frage nach seiner Histogenese und weiteren Entwicklung werde ich zurückkommen.

Wenden wir uns nun den entwickelteren Lymphdrüsenformen zu, von denen wir eine in Fig. 14 wiedergegeben finden. Die Kapsel ist auch hier ziemlich gut entwickelt. Einige Vasa afferentia scheinen sie zu durchbrechen. Nach dem Hilus hin verliert sie sich in ein lockeres Bindegewebe, das Hilusbindegewebe, das jedoch noch wenig entwickelt ist und eigentlich bloss den Charakter einer Adventitia für die zahlreichen hier vorhandenen Blutgefässe hat. Innerhalb der Kapsel läuft der gut entwickelte Marginalsinus, an einer geringen Anzahl Stellen durchkreuzt von schmalen, oft gefässführenden Bindegewebssepta, vermutlich Resten des Bindegewebes, das in früheren Stadien die Lymphgefässe im Marginalplexus von einander schied. In unserem Schnitt hier ist jedoch nichts davon sichtbar. Dagegen kommen auch hier Retikulumzellen vor, wie ich solche bei der vorigen Drüse beschrieb.

Wir sehen ausserdem, wie der Sinus in der Gegend des Hilus in das Drüsenparenchym sich hineinzieht, ein paar grössere Blutgefässe umschliessend, und wie er auf der einen Seite von diesen sich in zwei Äste zu teilen scheint, die eine Strecke sich

hinziehen, um dann plötzlich innerhalb der Drüsenmasse mit abgerundeten und von Endothel deutlich begrenzten Enden aufzuhören. Auf der anderen Seite erstreckt er sich nicht so weit und scheint unverzweigt zu endigen. Es ist hier das erste Mal, dass wir innere Lymphbahnen antreffen, die erste Anlage zum Intermediärsinus (sin. im.). Sie bilden einen noch wenig entwickelten Plexus, ausgehend von den um den Hilus herum befindlichen Lymphgefässen und sich hineinerstreckend in die Drüsensubstanz, wo sie mit freien, blinden Enden aufhören. Eine Kommunikation zwischen diesen und den Gewebsmaschen im Parenchym habe ich nicht finden können. In den terminalen oder jüngsten Teilen der inneren Lymphbahnen ist das Retikulum nur wenig entwickelt oder fehlt ganz, während es näher dem Hilus zu ebenso reichlich in diesen Sinus wie in dem Marginalsinus vorkommt.

Was den Charakter des Stützgewebes in diesem Stadium betrifft, so zeigt es sich bei Färbung nach Hansen bedeutend mehr fibrillär als vorher. So besteht die Kapsel nur aus einer ziemlich kompakten Schicht von fibrillärem Bindegewebe, und die Adventitia der eindringenden Gefässe ist nun auch faserig differenziert. Dagegen ist es nicht möglich, Bindegewebsfibrillen in den Retikulumzellen oder im Anschluss an sie, sei es im Sinus oder im Parenchym nachzuweisen. Sie zeigen sich in diesem Stadium als gänzlich protoplasmatisch.

Auch hier ist es nicht ungewöhnlich, zusammenhängende Drüsen zu finden. Ein Beispiel hierfür haben wir in Fig. 16, nach einem Schnitt gezeichnet, der den Hilus beider Drüsen getroffen hat.

Embryo VI.

Bei einem 16 cm langen Embryo, der der Schätzung nach im siebenten Monat sich befindet, sind die Totalbilder der Drüsen ungefähr dieselben, wie beim vorhergehenden Stadium, und ich gebe daher keine nähere Beschreibung desselben. Ich will hier nur erwähnen, dass im Innern der Retikulumzellen sowohl im Sinus wie im Parenchym bereits Fibrillen sich herauszudifferenzieren begonnen haben (Fig. 17). Im Protoplasma der gelbgefärbten Retikulumzelle (Mallory's Färbung) erscheinen blaugefärbte Fäden, die sich in die feinen Ausläufer der Zelle weitererstrecken. Es handelt sich hier offenbar um ausdifferen-

zierte Fibrillen, die noch intraprotoplasmatisch liegen. Eine Reihe von Zellen hat jedoch noch immer völlig protoplasmatischen Charakter. Auch in dem Parenchym sieht man diese feinen, blaugefärbten Fäden. Hier ihre Beziehung zum Protoplasma zu erkennen, ist jedoch des Zellenreichtums wegen schwieriger.

Embryo VII.

Im achten Monat (27 cm langer Embryo) sind die Lymphdrüsen so gross geworden, dass sie nun mit Leichtigkeit mit blossem Auge gesehen werden können. Eine der grösseren, die ich in diesem Stadium beobachtet habe, mass $^1/_2$ mm in ihrer grössten Dimension. Bedeutende Schwankungen nach Grösse und Entwicklungsgrad kommen auch hier vor. Im Modell D (Rekonstruktion der Lymphbahnen bei 125facher Vergrösserung, Fig. 6 u. 7) habe ich die Verhältnisse in einer der kleineren wiedergegeben, wo sie sich besonders aufschlussreich gestalten.

Der Marginalsinus (sin. m.) zeigt nur einige wenige und kleine, unregelmässig vorkommende Unterbrechungen (im Modell erscheinen sie als Lücken von runder oder ovaler Form, b.); etwas zahlreicher kommen sie bloss beim Hilus vor. Der Marginalsinus hat also hier mehr seinen früheren ursprünglichen Charakter eines Lymphgefässnetzes beibehalten. Die Lücken werden durch von der Innenseite der Kapsel ausgehende, meistens gefässführende Trabekeln (b.) verursacht. Sonst bildet der Marginalsinus eine fast kontinuierliche subkapsuläre Spalte. In der Gegend des Hilus hängen mit diesem Sinus drei grosse Lymphgefässe zusammen, deren jedes durch mehrere Äste mit dem Sinus in Verbindung steht. Einer von diesen Lymphgefässstämmen tritt an die rund ovale Drüse an ihrem einen Pole heran; dieses Gefäss enthält in unmittelbarer Nähe der Drüse ein Klappenpaar (va.). Die Stellung der Klappen kennzeichnet das Gefäss als ein Vas afferens (vas a.). Die übrigen beiden Lymphgefässstämme am Hilus dürften als Vasa efferentia (vas e.) aufzufassen sein. An mehreren Stellen der kapselbekleideten Oberfläche treten meist kleinere Lymphgefässe mit dem Marginalsinus in Kummunikation. In dem vom Sinus umschlossenen Gewebe sind plexusartig verbundene Lymphgefässe entstanden. Sie finden sich vorzugsweise in und um den Hilus herum und bilden hier ein reiches Netzwerk, das an vielen Stellen des Hilusgebietes mit dem Marginal-

sinus in Verbindung steht. Zu dem übrigen Teil dieses Sinus sind sie noch nicht vorgedrungen; sie endigen an mehreren Stellen blind in der Parenchymmasse. Eines von ihnen hat jedoch, wie wir sehen, in diametraler Richtung den grösseren Teil des Parenchyms durchkreuzt, und sein blindes Ende ist bloss durch einen ganz kurzen Abstand von dem gegenüber dem Hilus belegenen Teile des Marginalsinus getrennt. Die zentralen Maschen dieses Netzwerks werden von dem Parenchym in Form von Strängen — Marksträngen — ausgefüllt, weiter hinaus von dem nunmehr ziemlich reichlichen, fibrillären Hilusbindegewebe. Das Gefässnetz entspricht also seinem zentralen Teil nach den intermediären Lymphsinus (sin. im.) im Mark, ihrem peripheren Teil nach hingegen dem im Hilusbindegewebe befindlichen Plexus von Vasa efferentia. Beide gehen ohne scharfe Grenze in einander über. Das Aufhören des Sinusretikulum markiert jedoch die Grenze zwischen dem Intermediärsinus und der Vasa efferentia. An diesem Punkt konfluieren die Lymphbahnen mehrenorts mit einander zu grossen zusammenhängenden Räumen und leiten auf diese Weise die Entstehung des Sinus terminalis ein (vrgl. auch das Schnittbild Fig. 18).

Durch diese Entwicklung der inneren Lymphbahnen hat das Drüsenparenchym begonnen in Rinde (co.) und Mark (m.) sich zu differenzieren, die erstere noch hervortretend als eine einzige, zusammenhängende, peripherische Masse, die letztere als ein Netzwerk von Strängen, in den Maschen der inneren Lymphbahnen liegend.

Neben diesen relativ hoch entwickelten Drüsen trifft man hier auch solche, die hinter den übrigen in der Entwicklung zurückgeblieben sind. Sie sind bedeutend kleiner und ähneln denen, die ich bei dem 12,5 cm langen Embryo beschrieben habe (vgl. Fig. 13). Ein Zusammenhängen zwischen den Drüsen ist hier fast ebenso gewöhnlich wie dort.

Embryo VIII.

Bei einem 30 cm langen, ungefähr acht Monate alten Embryo haben die mehr entwickelten Lymphdrüsen (Fig. 19) nahe dasselbe Aussehen erhalten wie beim Erwachsenen. Die Rinde ist jetzt nicht mehr eine einheitliche Masse, sondern ist dadurch, dass die inneren Lymphbahnen bis zum äusseren Grenzsinus vorgedrungen sind, unvollständig in mehrere kleinere Partien, Rinden-

knoten, zerteilt worden. Im Innern des Sinus trifft man jetzt oft ein grobes Trabekelwerk, das von der Kapsel ausgeht. Von den Retikulumzellen des Sinus sind immer noch ein Teil fibrillär differenziert, ein anderer nicht. Im Parenchym schimmert zwischen den dicht liegenden Zellen ein feines Netzwerk von Fäden hervor.

Embryo IX.

Ein ausgetragener Embryo zeigte ähnliche Verhältnisse wie der vorhergehende. Auch hier müssen die grossen Schwankungen hervorgehoben werden, die sowohl in der Grösse wie dem Aussehen der Drüsen vorhanden sind: einige sind von völlig entwickeltem Typus, während andere, die dann gewöhnlich sehr klein — oft mikroskopisch klein — sind, noch dasselbe Aussehen wie im fünften Monat haben.

X. Ausgewachsene Lymphdrüse (25 jährig. hingerichteter Mann).

Von der ausgewachsenen Lymphdrüse, die ich rekonstruiert habe (Modell E[1]), Fig. 8, 9 und 10), will ich keine eingehendere Beschreibung geben, da es sich hier in vielem um schon wohlbekannte Verhältnisse handelt. Ich will mich hier darauf beschränken, einige wenige Punkte zu berühren, über die dieses Modell Aufschluss gibt.

Es handelt sich hier um eine Drüse, in der die inneren Lymphbahnen (sin. im.) besonders reich entwickelt sind, und in der also das Mark den vorherrschenden Teil des Parenchyms bildet. Auch grosse subkapsuläre Partien in der Nähe des Hilus der Drüse erscheinen in Marksträngen zerteilt. An den beiden Polen der Drüse neben ihrem dem Hilus gegenüber gelegenen Teil finden wir dagegen typische Rindenknoten (f. c.). Sie bilden bald runde, bald mehr langgestreckte Massen, die auf grosse Strecken hin an den Seiten miteinander zusammenhängen.

Auf der Grenze zwischen dem Hilusbindegewebe und dem Mark verbinden sich die Lymphbahnen reichlich miteinander zur Bildung eines Terminalsinus (sin. t.). Dieser hat jedoch mehr den Charakter eines dichtmaschigen Plexus als eines kontinuierlichen Sinus von dem Charakter wie der Marginalsinus. Dieser plexusartige Terminalsinus setzt sich direkt in das reiche Gefäss-

---

[1]) Das Modell entspricht nur ²/₃ der Länge der Drüse. Es erwies sich nämlich als unnötig, auch den übrigen Teil zu rekonstruieren.

netz fort, das die Vasa efferentia (vas e.) im Hilusbindegewebe bilden.

Der Teil des Marginalsinus, der im Modell D das Hilusbindegewebe nach aussen begrenzt, ist nun nicht mehr anzutreffen; offenbar hat er bei der Vergrösserung der dort eintretenden Blutgefässe und Bindegewebsstränge seinen Plexuscharakter wieder angenommen und ist als ein integrierender Bestandteil in den Hilusplexus der Vasa efferentia eingegangen. Zwischen den Vasa afferentia und efferentia finden sich hier und da Anastomosen (an.), die an die Art der ersten Anlage der Lymphdrüse erinnern.

Trabekel (tr.) erscheinen im allgemeinen im Innern der intermediären Lymphsinus. Jedoch ist dieses nicht immer der Fall. Auch finden sich recht viele Stellen, wo diese Sinus nicht um solch ein Stützgewebe herum zentriert sind.

Rückblick und Vergleich mit früheren Untersuchungen.

I. Anlage der Drüsengruppen, die allgemeine Drüsenanlage.

Ein Rückblick auf die hier geschilderten embryonalen und erwachsenen Lymphdrüsenformen lehrt uns Folgendes betreffs ihres Entwicklungsverlaufes.

Bevor noch Lymphdrüsen beim Embryo anzutreffen sind, haben die Lymphgefässe eine ziemlich hohe Entwicklung erreicht. Sie bilden an gewissen Stellen reiche Plexus. Diese scheinen Prädilektionsstellen für die Entstehung der Lymphdrüsen zu sein. Wie die beiden jüngsten von mir untersuchten Embryos zeigen, treten Lymphgefässe in der Axilla erst in der Nähe der Blutgefässe auf, um sich dann nach den übrigen Teilen der Axillargrube zu verbreiten. In den Fällen, wo es mir gelang die Lymphgefässe distal schliessen zu sehen, ist stets eine deutliche endotheliale Begrenzung zwischen ihnen und dem Bindegewebe vorhanden gewesen. Die Bilder, die meine Präparate und Modelle besonders von der Entwicklung der inneren Lymphbahnen zeigen, scheinen mir also gut mit der Auffassung Ranviers und anderer bezüglich der Entwicklungsweise der Lymphgefässe übereinzustimmen.

Die Anlage der Lymphdrüsen geschieht im dritten Fötalmonat. In dem Bindegewebe, das die Maschen innerhalb des Lymphgefässplexus ausfüllt, tritt ein Differenzierungsprozess ein, der wenigstens in seinem frühesten Stadium hauptsächlich durch

eine Vermehrung der Mesenchymzellen und eine reichere Entwicklung von Blutgefässen charakterisiert wird. Bald werden hier auch Zellen mit mehr runden und stärker färbbaren Kernen sichtbar, und das Gewebe erhält allmählich dadurch ein Aussehen ähnlich dem adenoiden Gewebes. Solche zell- und kernreiche Partien des Mesenchyms, die wegen ihrer Lokalisation in den Maschen des Lymphgefässnetzes eine unregelmässig trabekulare Anordnung zeigen, kommen an gewissen Stellen in der Axilla vor und bilden je für sich ein zusammenhängendes Gewebsgebiet. Aus diesen Gebieten differenzieren sich die verschiedenen axillaren Lymphdrüsengruppen heraus; sie sind allgemeine Lymphdrüsenanlagen. Die grösste Ausdehnung hat das in der Mitte der Axilla, in der Nähe der Vasa axillaria gelegene Gebiet, das der eigentlichen axillaren Lymphdrüsengruppe entspricht. Wo die Lymphdrüsen eine mehr isolierte Lage haben, scheinen sie auch von Anfang an als solitäre Bildungen sich anzulegen — sie entstehen von Beginn an je aus ihrer selbständigen Anlage.

Dieses interessante erste Stadium in der Entwicklungsgeschichte der Lymphdrüsen scheinen frühere Untersucher ganz übersehen zu haben, wenn man nicht als auf eine Beobachtung in dieser Richtung gegründet folgenden bei Saxer vorkommenden Ausdruck deuten darf. „Das Bindegewebe zwischen den Lymphgefässen des Plexus zeigt zuerst eine balkenartige Anordnung, während es später einen oder mehrere kompakte Kerne oder Inseln innerhalb derselben bildet."

Es will scheinen, als wären es die Lymphgefässe, die durch ihre an gewissen Stellen eintretende Vermehrung und Erweiterung im Umfang bewirkten, dass die ursprünglich einheitliche, allgemeine Lymphdrüsenanlage nach und nach in kleinere Partien geteilt würde. Wenigstens findet man vergrösserte und dicht liegende Lymphgefässe der Regel nach an den Stellen in das zellreiche Gewebe eingesenkt, wo eine Teilung desselben offenbar vor sich geht. Damit will ich freilich nicht die Möglichkeit ausgeschlossen haben, dass mehr aktive Prozesse im Gewebe dabei mitwirken können.

Die Teilung der allgemeinen Drüsenanlage geht sehr irregulär vor sich und führt zur Entstehung spezieller Drüsenanlagen von sehr wechselndem Umfange. Die Verschiedenheit, die so von Anfang an in der Grösse der Drüsen-

anlagen vorhanden ist, findet man auch in den späteren Embryonalstadien bis zur Geburt. In den meisten Fällen gehen Entwicklungsgrad und Grösse Hand in Hand. Die kleinsten Drüsen zeigten stets den niedrigst entwickelten Typus. So fand ich noch bei dem ausgewachsenen Fötus mehrere Lymphdrüsen, die mit blossem Auge zu sehen unmöglich war, und die eine schlagende Ähnlichkeit mit den Formen hatten, die im fünften Monat vorkommen, d. h. nur aus einem adenoiden Nodulus mit umgebendem Marginalsinus ohne Hilusbindegewebe und Intermediärsinus bestanden. Dieser Umstand liess mich vermuten, dass solche Drüsen auch beim Erwachsenen vorkommen möchten.

Ich untersuchte daher Serienschnitte von ganzen Lymphdrüsengruppen aus der Axilla des erwachsenen Menschen und fand hier auch, was ich erwartet hatte. In der Nähe der grösseren Drüsen liegen hier und da sehr kleine Drüsen, deren einige kleiner als 1 mm im Durchschnitt sind. Sie bestehen aus einer runden Parenchymmasse, umgeben von einem Marginalsinus (Fig. 20, sin. m.) und weiterhin einer deutlichen Kapsel (k.). Ein Hilusbindegewebe ist kaum entwickelt, und innere Lymphbahnen sieht man nicht; sie zeigen also eine vollständige Übereinstimmung mit den früheren embryonalen Formen.

Ich fand dann auch in der Literatur ähnliche Beobachtungen. Stiles (1892) beschreibt nämlich in der Axilla vorkommende ganz kleine Drüsen von 1 bis 2 mm Durchmesser, die eine sehr primitive Struktur besitzen: „A single lymphoid follicle, between which and the connective tissue capsule is an unbranched lymph sinus connected with only one afferent and one efferent lymphatic". Er hält sie für den endolymphatischen Noduli entsprechend, von denen Klein sagt, sie kämen in den serösen Membranen vor. Über die Art ihrer Entstehung äussert sich S. nicht.

Ferner weist Gulland (1894) auf die bekannte Tatsache hin, dass die Lymphdrüsen in der Axilla an Anzahl bei den verschiedenen Individuen bedeutend wechseln, und dass in gewissen pathologischen Fällen ihre normale Anzahl bedeutend überschritten werden kann. Die kleinen Drüsen, die man hierbei antrifft, fasst Gulland als Produkte eines auch bei den Erwachsenen vorsichgehenden Neubildungsprozesses: „All that has been said about developing lymph glands in the foetus probably holds good here also, and from all that I have been able as yet to do in examining

newly formed glands in pathological conditions, and from Stiles' observations, it seems probable that the process is the same in the adult as in the foetus." Er nennt derartige beim Erwachsenen gebildete Drüsen „tertiäre".

Ohne die von Gulland betreffs der Bedeutung dieser Bildungen angelegten Gesichtspunkte vollständig ausschliessen zu können, finde ich doch, dass diese Verhältnisse im Lichte des hier von mir geschilderten Entwicklungsverlaufes mit grösserer Wahrscheinlichkeit sich in einem anderen Sinne deuten lassen. Diese kleinen unentwickelten Drüsen beim Erwachsenen scheinen mir hier dieselbe Bedeutung zu haben wie bei dem Neugeborenen, nämlich als kleine, auf einem niedrigen Entwicklungsstadium stehengebliebene Drüsen — kleine wenig ausgebildete Partien, abgesondert von der ursprünglich einheitlichen allgemeinen Drüsenanlage.

Die u. a. unter gewissen pathologischen Verhältnissen auftretende Vermehrung der makroskopisch wahrnehmbaren Drüsen kommt dann auch in ein anderes Licht: es wird sich wohl kaum in erster Linie hier um eine reine Neubildung von Lymphdrüsen handeln, sondern zunächst wohl um eine weitere Ausbildung der rudimentären Lymphdrüsen, eine Fortsetzung ihrer frühe unterbrochenen Entwicklung.

Ich habe in meinem Embryomaterial in verschiedenen Stadien Beweise dafür gefunden, dass die Teilung der allgemeinen Lymphdrüsenanlage in vielen Fällen nur nach und nach geschieht, und dass die speziellen Drüsenanlagen unter solchen Verhältnissen relativ lange mit einander verbunden bleiben können. Ja, die definitive Abschnürung scheint ganz ausbleiben zu können, wobei abnorme Lymphdrüsenformen entstehen, wie die in Fig. 16 abgebildete „Zwillingslymphdrüse" mit zwei Hilus, aber zusammenhängender Rinde. Auch beim Erwachsenen scheinen sich solche Abweichungen nachweisen zu lassen. Teichmann (1861) beschreibt so bei zusammengesetzten Drüsen Abnormitäten, die wahrscheinlich in diese Kategorie hineingehören. Er denkt sie indessen auf die Weise, wie das ohne Kenntnis des Entwicklungsverlaufes auch wohl zunächst zur Hand liegt, nämlich als sekundäre Zusammenwachsung zweier ursprünglich getrennter Drüsen.

II. Die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Drüse, die spezielle Drüsenanlage.

Nachdem die spezielle Drüsenanlage so sich isoliert hat, bildet sie in der Regel eine kompakte Zellmasse, die von keinen Lymphgefässen durchzogen wird, wohl aber auf ihrer Aussenseite von einem reichen korbähnlichen Flechtwerk derartiger Gefässe — einem Marginalplexus — umsponnen wird. Diese stehen durch eine Mehrzahl von Gefässen in Verbindung mit den umgebenden Lymphgefässen, jedoch schon jetzt vorzugsweise in distaler und proximaler Richtung.

Die in dieses Flechtwerk eingehenden Lymphgefässe vergrössern sich und verschmelzen mehr und mehr, so dass die Drüse im fünften Monat unter Beibehaltung ihrer bisherigen kompakten Beschaffenheit von einem bloss hier und da von hindurchpassierenden, gefässführenden Bindegewebssträngen unterbrochenen und somit fest kontinuierlichen Marginalsinus umgeben ist, welch letzterer rundherum das Drüsenparenchym von der Bindegewebskapsel scheidet, die zu demselben Zeitpunkt in dem umgebenden Mesenchymgewebe sich herauszudifferenzieren begonnen hat.

Die Entstehungsweise dieses Marginalsinus durch Verkleinerung der Maschen in einem korbähnlichen perinodulären Lymphgefässplexus zeigt, dass dieser Sinus von Anfang an eine kontinuierliche Endothelbekleidung nicht nur auf seiner äusseren von der Kapsel gebildeten Wand, sondern auch auf der zentralen Wandfläche, die dem adenoiden Gewebe zugewendet ist, besitzen muss. Da auch die übrigen, später gebildeten Lymphsinus — der Intermediär- und Terminalsinus — aus geschlossenen endothelbekleideten Lymphgefässen hervorgehen, gilt das Gesagte mutatis mutandis auch für diese. Man kann also sagen, dass die Entwicklung geeignet ist, in der alten Streitfrage, ob die Lymphsinus kontinuierliche oder bloss einseitige Endothelbekleidung haben, kräftig für die erstgenannte Ansicht zu sprechen, umsomehr als Zeichen dafür, dass das Endothel an der den adenoiden Formationen zugewendeten Wand dieser Sinus sekundär unterginge, in meinen Präparaten sich nicht finden.

Die in die Lymphdrüsenanlage eintretenden Blutgefässe sind an einer Stelle besonders zahlreich. Die Adventitia um diese Gefässe bildet den ersten Anfang zum Hilusbindege-

webe. Dieses wird anfangs vom Marginalsinus umschlossen, der jedoch hier eben wegen der Menge eintretender Blutgefässe eine etwas weniger kontinuierliche Beschaffenheit hat als sonst.

Von diesem Teil des Marginalsinus aus wachsen zahlreiche netzförmig angeordnete Lymphgefässe ein. Sie durchwachsen erst das Hilusbindegewebe, dann auch umliegende Gebiete des Drüsenparenchyms. Auf der Grenze zwischen beiden verbinden sie sich durch etwas zahlreichere Anastomosen und bilden so die Anlage zum Terminalsinus, der noch beim Erwachsenen diesen seinen Charakter eines dichtmaschigen Gefässnetzes beibehalten kann. Der das Hilusbindegewebe nach aussen begrenzende Teil des Marginalsinus verliert hingegen seinen Sinuscharakter (ein Sinusreticulum hat er niemals besessen) und löst sich infolge der Vermehrung des dort eintretenden Bindegewebes und der Gefässe aufs neue in ein Netzwerk auf, das sich in nichts von dem nach innen zu liegenden Netz der Vasa efferentia unterscheidet.

Durch das Einwachsen des Lymphgefässnetzes in das Drüsenparenchym wird dieses dem Hilusbindegewebe zunächst in anastomosierende Stränge — Markstränge — zerteilt. Die Rinde hat in einem gewissen Stadium noch den Charakter einer einheitlichen Parenchymmasse ohne Teilung in Rindenknoten. Eine solche Teilung kommt indessen bald zustande, indem vom Lymphgefässplexus aus einzelne Lymphgefässe mit blinden Enden durch die bisher ungeteilte Parenchymmasse hindurchwachsen, um von innen her den Marginalsinus zu erreichen und mit ihm sich zu vereinigen. Diese Gefässe bilden die intermediären Lymphsinus in der Rinde; die gleichbenannten Sinus im Marke gehen aus dem dort bereits früher eingewachsenen Lymphgefässnetz hervor.

Die Teilung des ursprünglich einheitlichen Parenchyms in verschiedene adenoide Formationen ist also durch das Einwachsen der Lymphgefässe bedingt. Dies geschieht vom Hilus aus, und die Teilung wird hier minutiöser, während sie in grösserem Abstande vom Hilus, wohin die Gefässe erst später gelangen, weniger eingehend wird.

Die zahlreichen Abweichungen in Menge und Anordnung von Rinde und Mark, die schon die Lymphdrüsen eines und desselben Individuums aufweisen, sind bei unserer nunmehrigen

Kenntnis des Entwicklungsverlaufes leicht erklärlich. Ebenso fällt nun klareres Licht auf die Verschiedenheiten im Bau der Lymphdrüsen bei verschiedenen Tieren. Die Macacus-Drüse, wie Rawitz (1895) sie schildert, bleibt auf einem Stadium stehen, das ungefähr dem des menschlichen Embryos im fünften Monat entspricht, mit einer vom Marginalsinus umschlossenen einheitlichen adenoiden Parenchymmasse: „Wenn man . . . , drängt sich einem unwillkürlich die Ansicht auf, dass die ganze mesenteriale Lymphdrüse von Macacus einem Rindenknoten der Lymphdrüse eines anderen Säugetieres gleichwertig ist, dass man es hier also gewissermassen mit einem freien Follikel zu tun hat.“ Die fast ausschliesslich aus Rinde bestehenden Lymphdrüsen des Schweins (von Recklinghausen, Chievitz, Ranvier, Richter) bilden ein anderes Beispiel geringer Differenzierung, während ich in gewissen Mediastinaldrüsen der Katze Beispiele gefunden habe, wo das Parenchym fast durchweg in Markstränge zerteilt ist.

In den Lymphbahnen trifft man in den frühesten Entwicklungsstadien kein Retikulum. Ein solches tritt erst sekundär und anfangs im Marginalsinus auf. Wenn die intermediären Lymphsinus in der Ausbildung begriffen sind, kann man in ihren älteren, dem Hilusbindegewebe zunächst gelegenen Teilen reichlich Retikulumzellen finden, die nach innen zu spärlicher werden, so dass die inneren jüngeren dieser Sinus noch ein völlig freies Lumen zeigen. Wo das Retikulum sich findet, sieht man das Gefässlumen durchzogen von einem Netzwerk von Zellen, deren oft dünne, häutchenähnliche Ausläufer deutlich mit dem Protoplasma der Endothelzellen, die die Wand des Lymphgefässes bilden, zusammenhängen. Woher stammen nun diese Retikulumzellen in den Sinus? Die Antwort hierauf kann füglich nur eine sein. Wir müssen sie als Abkömmlinge der Endothelzellen in den Sinus ansehen, da sie ja in Verbindung mit denselben stehen. Es mag in diesem Zusammenhange angebracht sein, daran zu erinnern, dass Klein ähnliche Verhältnisse bei den endolymphatischen Noduli im Omentum gefunden hat. Diese Zellen im Sinusreticulum sind bei ihrem ersten Auftreten vollständig protoplasmatisch, was zu dieser Zeit übrigens auch bei den Retikulumzellen im Parenchym der Fall ist. Weder bei Bindegewebsfärbung nach Hansen noch nach Mallory habe ich

fibrilläre Struktur in ihnen oder im Anschluss an sie finden können. Schon im siebenten Monat aber sieht man nach diesen Färbungen feine rote, resp. blaue Fäden den Sinus durchziehen. Diese Fäden erweisen sich bei näherer Prüfung als im Protoplasma der Retikulumzellen liegend. Auch im Parenchym sieht man jetzt ein feines Netzwerk von Fäden.

Diese Herausdifferenzierung von Fibrillen in den Abkömmlingen der Endothelzellen, den Retikulumzellen, kann nicht überraschen, wenn wir bedenken, dass die Endothelzellen wohl letzthin nichts anderes sind als Mesenchymzellen. Es geschieht jedoch bei weitem nicht bei allen Retikulumzellen, dass Fibrillen sich herausdifferenzieren. Je älter die Drüse wird, um so mehr scheint freilich deren Anzahl zuzunehmen, aber auch beim Erwachsenen findet man viele Retikulumzellen im Sinus, die noch rein protoplasmatischen Charakter haben. [1])

Dieser Unterschied in histogenetischer Hinsicht, der zwischen den Reticulumzellen im Sinus und im Parenchym besteht, ist, soweit ich habe finden können, bisher nicht genügend beachtet worden. His, Kœlliker und Frey behaupten zwar, dass das Retikulum wenigstens anfangs zellular ist, machen aber keinen Unterschied zwischen den beiden Arten. Bizzozero, Ranvier, Stöhr, Gulland u. a. verneinen dagegen den zellularen Charakter beim Retikulum, und das Protoplasma, das man im Sinus um die feinen Trabekel herum findet, gehört nach Ranvier Endothelzellen an, die diese bekleiden. Als integrierender Bestandteil der Lymphgefässwand sollten demnach diese Zellen schon von Anfang an vorhanden gewesen sein. Dass dieses nicht der Fall ist, geben meine Präparate deutlich an die Hand. Aus histolo-

[1]) Besonders habe ich gefunden, dass dieses der Fall ist bei den Retikulumzellen in den intermediären Lymphsinus. Ich habe niemals in diesen Sinus die feinen steifen Fäden gefunden, wie man sie gewöhnlich den Marginalsinus durchziehend findet, sondern statt dessen mehr protoplasmatische Zellen. Ohne behaupten zu wollen, dass dieses im allgemeinen der Fall ist, da mein Untersuchungsmaterial in dieser Hinsicht allzu klein gewesen ist, als dass ich einen solchen Schluss daraus ziehen könnte, will ich doch darauf hinweisen, dass diese Beschaffenheit der Retikulumzellen in den intermediären Lymphsinus möglicherweise damit zusammenhängt, dass diese Sinus später als der Marginalsinus sich entwickelt haben und dass daher die Retikulumzellen dort nicht so weit in der Differenzierung gekommen sind.

gischen Gründen hat indessen Ribbert (1889) die Ungleichwertigkeit der beiden Arten von Retikulum betont.

Die Auffassung von dem Sinusretikulum der Lymphdrüse, zu der ich durch das Studium ihrer Entwicklung gekommen bin, scheint nahe mit jener übereinzustimmen, die Thomé (1902) in einer neulich erschienenen Veröffentlichung spricht. Das Retikulum besteht nach seiner Ansicht sowohl im Sinus wie im Parenchym aus anastomosierenden Zellen. In der Mehrzahl dieser Zellen und ihrer Ausläufer ist ein Teil des Protoplasmas zu Fäden differenziert, die stets innerhalb der Zelle liegen. Aber in fast allen Schnitten hat er auch Retikulumpartien angetroffen, die keine Fäden enthalten. Seine Auffassung von den Endothelzellen im Sinus als plattgedrückte Retikulumzellen kann ich dagegen nicht teilen.

Der Bestandteil der Lymphdrüse, über dessen Entwicklung meine Präparate am wenigsten Bescheid geben, ist das Trabekelwerk. Es ist auch klar, dass die Lymphdrüsen des Menschen, die in dieser Hinsicht schwach ausgerüstet sind, hierfür ein weit weniger vorteilhaftes Untersuchungsobjekt bilden müssen, als z. B. die beim Rind.

So viel geht indessen aus den Verhältnissen nach der Entstehung des Marginalsinus (Modell D, Fig. 6 und 7, b) hervor, dass nur eine geringe Anzahl meist gefässhaltiger Bindegewebsstränge in diesem Stadium als Reste des Gewebes übrig bleiben, das in einem früheren Stadium (Modell C, Fig. 5, b) die Maschen des perinodulären Lymphgefässnetzes ausfüllte. Da die Trabekel (tr.), die in der fertigen Drüse den Marginalsinus durchkreuzen, wohl in der Regel weit zahlreicher sind (in den $^2/_3$ der ausgewachsenen Lymphdrüse, die ich modelliert habe, beträgt ihre Anzahl ungefähr 75, während diese in der ganzen, im Modell D wiedergegebenen Drüse 20 beträgt), muss man annehmen, dass eine Neubildung solcher Trabekel während der späteren Entwicklung zustande kommt. Wie man sich diese zu denken hat, ist eine andere Sache. Eine Invagination der Kapsel und mit dieser des benachbarten Teils des Marginalsinus zwischen den bei ihrer Vergrösserung mit runden Flächen sich ausbuchtenden Rindenknoten, wie Gulland annimmt, scheint mir dabei wohl denkbar. In anderen Fällen dürften wohl neue Trabekel als Bindegewebsadventitia um neuentstandene von der Kapsel her in die Drüse eindringende Blutgefässe herum sich bilden.

Zusammenfassung.

1. Ehe es noch zur Anlage von Lymphdrüsen in der Axilla gekommen, haben sich die axillaren Lymphgefässe bereits zu einem reichlichen Plexus entwickelt.

2. Im dritten Fötalmonat stellt sich mehrorts innerhalb der Maschen dieses Lymphgefässplexus ein Differenzierungsprozess ein, der zur Entstehung von zellen- und blutgefässreichen Partien führt, die wegen ihrer Lokalisation in den Maschen des Lymphgefässnetzes eine unregelmässig trabekulare Anordnung zeigen. Einer jeden von den in der Axilla vorkommenden Lymphdrüsengruppen — der eigentlichen axillaren, der subskapularen, der thorakalen und der infraklavikularen — entspricht ein solches zellenreiches Gebiet. Diese Anlagen für die verschiedenen Drüsengruppen lassen sich als allgemeine Lymphdrüsenanlagen bezeichnen.

3. Durch Teilung der allgemeinen Lymphdrüsenanlage bilden sich die Anlagen für die einzelnen Drüsen — die speziellen Lymphdrüsenanlagen. Die Teilung scheint durch Einwachsen und Dilatation benachbarter Lymphgefässe vermittelt zu werden.

4. Die spezielle Lymphdrüsenanlage entbehrt anfänglich innerer Lymphbahnen und bildet also eine kompakte Zellmasse, die von einem reichlichen, korbähnlichen Lymphgefässplexus — dem Marginalplexus — umsponnen ist, welch letzterer an mehreren Stellen mit benachbarten Lymphgefässen in Verbindung steht. Durch Vergrösserung und Konfluenz der Lymphgefässe im Marginalplexus entsteht der Marginalsinus, welcher rund herum das Drüsenparenchym von der Bindegewebskapsel scheidet, die ungefähr gleichzeitig aus dem umliegenden Mesenchym sich herausdifferenziert; bloss am Hilus behält der Marginalplexus etwas mehr von seinem ursprünglichen Charakter.

5. Die zur Drüse gehörigen Blutgefässe sind nämlich vorzugsweise an dieser Stelle gesammelt. Die Maschen des Marginalsinus sind daher hier grösser und zahlreicher. Die Adventitien um die hier vorhandenen Blutgefässe herum bilden die erste Anlage zum Hilusbindegewebe.

6. Aus dem Teil des Marginalsinus, der den Hilus umgibt, dringen in die Drüsenanlage zahlreiche netzförmig angeordnete

Lymphgefässe ein, die erst das Hilusbindegewebe — ein Netzwerk von Vasa efferentia bildend — und dann auch das Drüsenparenchym durchwachsen. Auf der Grenze zwischen beiden verbinden sie sich durch zahlreichere Anastomosen zu einem gewöhnlich plexiformen Terminalsinus. Die in die Drüsensubstanz eindringenden Lymphgefässe bilden die intermediären Lymphsinus, von welchen eine geringere Anzahl allmählich dem Marginalsinus entgegenwachsen, um sich von innen her mit diesen zu vereinigen.

7. Durch das Eindringen der intermediären Lymphbahnen in das Drüsenparenchym wird dieses in Mark und Rinde abgeteilt. Dem Hilusbindegewebe zunächst, wo zahlreiche netzförmig angeordnete Lymphbahnen das Parenchym durchwachsen, wird dieses in Markstränge geteilt. Weiter vom Hilus entfernt, wo die Lymphbahnen später und sparsamer einwachsen, bleibt das Parenchym als mehr voluminöse Massen, als Rindenknoten, übrig.

8. Die Lymphsinus in der Drüse sind also anfänglich gewöhnliche Lymphgefässe. Die Retikulumzellen in ihrem Lumen treten erst sekundär auf und sind Abkömmlinge des Lymphgefässendothels. Sie sind anfänglich protoplasmatisch. Nach und nach differenzieren sich Fibrillen in einer Reihe von ihnen heraus, aber nicht in allen.

9. Die die Sinus durchziehenden gröberen Trabekel sind teils Reste vom Bindegewebe und Gefässen in den Maschen des Lymphgefässnetzes, teils entstehen sie erst während des späteren Abschnittes der Entwicklung der Lymphdrüsen.

10. Die speziellen Lymphdrüsenanlagen sind von Anfang an verschieden gross; sie durchlaufen nicht alle gleichzeitig die verschiedenen Entwicklungsphasen. Einige — diese besitzen schon gleich anfangs grösseren Umfang — erreichen während des intrauterinen Lebens ihren definitiven Bau, während andere — von Anfang an geringerer Grösse — auf einem niedrigen Entwicklungsstadium stehen bleiben können.

11. Die kleinen, oft mikroskopischen Drüsen, die man beim erwachsenen Menschen neben den grösseren findet, sind als rudimentäre Drüsen zu betrachten, die unter gewissen Umständen auch beim Erwachsenen sich weiter entwickeln können.

12. Nicht gerade selten scheint die vollständige Trennung zweier benachbarter spezieller Lymphdrüsenanlagen unterbleiben zu können. Hierbei können mehr oder weniger zusammenhängende Zwillingsdrüsen oder andere Missbildungsformen von Lymphdrüsen entstehen.

Literaturverzeichnis.

Breschet: 1836, „Le Système lymphatique considéré dans les rapports anatomiques, physiologiques et pathologiques. Paris. (Zitiert nach Conil 1890).

Callum, W. G. Mac: 1902, „Die Beziehung der Lymphgefässe zum Bindegewebe". Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abth.

Chievitz, J. H.: 1881, „Zur Anatomie einiger Lymphdrüsen im erwachsenen und fötalen Zustande". Arch. f. Anat. und Entwicklungsgesch.

Conil, C. E. J.: 1890, „Contribution à l'étude du développement des ganglions lymphatiques". Thèse de Bordeaux.

Engel, J.: 1850, „Bau und Entwicklung der Lymphdrüsen". Prager Vierteljahrsschrift. (Zitiert nach Orth 1870).

Gulland, G. L.: 1894, „The development of lymphatic glands". Journal of Pathology and Bacteriology.

His, W.: 1860, „Beiträge zur Kenntnis der zum Lymphsystem gehörigen Drüsen". Zeitschr. f. wiss. Zoologie.

Klein, E.: 1873, „The Anatomy of the Lymphatic system". I. — The Serous Membranes. London.

Kœlliker, A.: 1902, „Handbuch der Gewebelehre des Menschen". Sechste Auflage. Leipzig.

Lauth: 1824, „Thèse de Strasbourg". (Zitiert nach Gulland 1894).

Orth, J.: 1870: „Untersuchungen über Lymphdrüsenentwicklung". Dissertation. Bonn.

Quain: 1899, „Elements of Anatomy".

Ranvier, L.: 1897, „Morphologie et développement des vaisseaux lymphatiques chez les mammifères" und „Morphologie et développement du système lymphatique". Arch. d'Anat. Micr. Tome I.

Rawitz, B.: 1895, „Über die Zellen in den Lymphdrüsen von Macacus cynomolgus". Arch. f. mikr. Anat. 45 Bd.

Retterer, Ed.: 1900, „Sur le premier développement des ganglions lymphatiques" und „Structure et évolution des ganglions lymphatiques du Cobaye". Compt. rend. Soc. Biol. Paris, Tome 52.

Recklinghausen, F. v.: 1862, „Die Lymphgefässe und ihre Beziehung zum Bindegewebe". Berlin.

Ribbert: 1889, Über Regeneration und Entzündung der Lymphdrüsen". Beiträge zur path. Anat. und zur allg. Path. (Ziegler) 6. Bd.

Richter, J.: 1902, „Vergleichende Untersuchungen über den mikroskopischen Bau der Lymphdrüsen von Pferd, Rind, Schwein und Hund". Arch. f. mikr. Anat. 60 Bd.
Sabin, Fl.: 1902, „On the origin of the lymphatic system from the veins and the development of the lymphhearts and thoracic duct in the pig." The American journal of Anatomy. Vol. I.
Saxer, Fr.: 1896, Über die Entwicklung und den Bau der normalen Lymphdrüsen und die Entstehung der roten und weissen Blutkörperchen". Anat. Hefte 6 Bd.
Sertoli, E.: 1866, „Über die Entwicklung der Lymphdrüsen". Sitzb. der Kais. Akad. der Wiss. Wien LIV. Bd. II Abth.
Stiles, H. J.: 1892. „Contributions to the surgical Anatomy of the breast and axillary lymphatic glands". Edinb. Med. journ. Vol. XXXVIII.
Stöhr, Ph.: 1901, „Lehrbuch der Histologie". Suppmt.
Teichmann, L.: 1861, „Das Saugadersystem". Leipzig.
Thomé, R.: 1902, „Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Lymphknoten". I. Das Retikulum der Lymphknoten. Jen. Zeitschr. für Naturwiss. 37 Bd.

Erklärung der Figuren auf Tafel XXVI und XXVII.

Die Grösse des Bildes im Verhältnis zum Modell wird durch den beigefügten Bruch, im Verhältnis zu dem abgebildeten Organ durch das darauffolgende Zahlenverhältnis angegeben.

Fig. 1. Menschlicher Embryo 70 mm St.-Sch. Allgemeine Lymphdrüsenanlage, entsprechend der eigentlichen axillaren Lymphdrüsengruppe, von aussen gesehen. Modell A. $^1/_3$. 41,6:1.

Fig. 2. Dass., von oben gesehen.

Fig. 3. Menschl. Embryo 10,6 cm St.-Sch. Allgemeine Lymphdrüsenanlage während der Teilung, von der Seite gesehen. s = isolierte spezielle Lymphdrüsenanlage. Modell B. $^1/_3$. 28,3:1.

Fig. 4. Dass., von oben gesehen.

Fig. 5. Derselbe Embryo. Marginalplexus um die Drüsenanlage s., von der Seite gesehen. Modell C $^1/_2$. 62,5:1.

Fig. 6. Menschl. Embryo 27 cm. St.-Sch. Die Lymphbahnen in einer Drüse, von aussen gesehen. Modell D. $^1/_3$. 41,6:1.

Fig. 7. Dass. Die beiden Hälften des Modells auseinandergelegt, sodass die inneren Lymphbahnen sichtbar sind.

Fig. 8. Die Lymphbahnen in einer ausgewachsenen Lymphdrüse ($^2/_3$ der Drüse rekonstruiert), von der einen Seite gesehen. Modell E. $^1/_3$. 11:1.

Fig. 9. Dass., von der anderen Seite gesehen.

Fig. 10. Dass., 4 Schnitteile des Modells. Schnittfläche A durch den Hilus, D dem einen Pol zunächst. B und C zwischen A und D.

Fig. 11. Schnitt durch die Axilla eines menschl. Embryos 70 mm St.-Sch., vertikal gegen die Längsachse des Embryos. 26,6 : 1 (Vgl. Fig. 1 u. 2).

Fig. 12. Schnitt durch die Axilla eines menschl. Embryos 10,6 cm St.-Sch., vertikal gegen die Längsachse des Embryos. 33,3:1. (vgl. Fig. 3, 4, u. 5).

Fig. 13. Menschl. Embryo 12,5 cm St.-Sch. Schnitt durch Lymphdrüse mit Marginalsinus. 85:1.
Fig. 14. Derselbe Embryo. Schnitt durch Lymphdrüse mit beginnendem Intermediärsinus. 40:1.
Fig. 15. Ders. Embryo. Partie des Marginalsinus mit Retikulum. 533:1.
Fig. 16. Ders. Embryo. Schnitt durch „Zwillingsdrüse". 20:1.
Fig. 17. Menschl. Embryo 16 cm St.-Sch. Retikulumzelle (im Marginalsinus) mit Fibrillen in ihrem Innern. 800:1.
Fig. 18. Menschl. Embryo 27 cm St.-Sch. Schnitt durch Lymphdrüse mit Intermediärsinus in der Entwicklung. 40:1. (Vgl. Fig. 6 u. 7).
Fig. 19. Mensch. Embryo 30 cm St.-Sch. Schnitt durch Lymphdrüse mit Trabekel in der Entwicklung. 33:1.
Fig. 20. Schnitt durch rudimentäre Lymphdrüse aus der Axilla eines 25jährigen Mannes. 75:1.

Bedeutung der Zeichen.

a. = Allgemeine Lymphdrüsenanlage.
an. = Anastomose.
b. = Bindegewebsstränge in den Lymphgefässmaschen.
bl. = Blutgefäss.
c. = Cutis.
co. = Cortex.
d. = dorsal.
e. = Endothel.
F. c. = Folliculus corticalis.
hil. = Hilus.
hil. str. = Hilusstroma.
k. = Kapsel.
l. = Lymphgefäss.
l. s. = Lymphgefässspross (neugebildetes Lymphgefäss mit blinden Enden).
m. = Medulla.
n. = Nerv.
pl. = Pleura.
pl. m. = Marginalplexus.
r. = Rippe.
s. = spezielle Lymphdrüsenanlage.
sin. m. = Marginalsinus.
sin. im. = Intermediärsinus.
sin. t. = Terminalsinus.
sin. r. = Sinusretikulum.
tr. = Trabekel.
v. = ventral.
va. = Klappe.
vas a. = Vas afferens.
vas e. = Vas efferens.
+ = eingeschnürte Partie der allgemeinen Drüsenanlage.

Über Ruminantierspermien und ihre Bewegung.

Von

Dr. **A. Schmincke,**

Prosektor am Institut für vergleichende Anatomie der Universität Würzburg.

Hierzu Tafel XXVIII und XXIX.

Zum Ausgangspunkt vorliegender Studie dienten mir die Spermien vom Reh (cervus capreolus) und Hirsch (cervus elaphus), über deren Morphologie noch nichts bekannt ist. Befunde über eigenartige Form gewisser Teile dieser Spermien sowie die denselben zukommende, vom mechanischen Gesichtspunkt aus überaus zweckmässige Bewegungsart liessen es angebracht erscheinen, auch ihre in Domestikation lebenden Verwandten mit in den Bereich der Untersuchung zu ziehen; so dienten mir als weitere Objekte der Beobachtung die Spermien des Stiers (Bos taurus), des Widders (Ovis aries), der Hausziege (Capra hircus), über die ich einiges noch nicht bekannte beizubringen in der Lage bin.

Von einer Besprechung der spermiologischen Literatur der Säugetiere glaube ich absehen zu dürfen; in klassischer Weise findet sich dieselbe in Waldeyers Arbeit „Die Geschlechtszellen“ in Hertwigs „Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere“; zum Teil werde ich so wie so genötigt sein, die Angaben der Autoren bei Besprechung meiner Befunde kritisch zu verwerten.

Material und Methoden.

Meine Untersuchungen erstreckten sich auf den reifen, dem Nebenhoden entnommenen Samen. Als Untersuchungsflüssigkeiten des frischen Materials kamen in Anwendung physiologische Kochsalzlösung, verdünntes Glyzerin (1 : 5, Schweigger-Seidel), 1 % Essigsäure (Jensen), Kochsalzlösung mit Methylenblaulösung versetzt zur vitalen Färbung (Bardeleben), Jodjodkalilösung. Als Fixationsmittel des mit Kochsalzlösung diluierten Nebenhodensamens dienten Osmiumsäuredämpfe; gefärbt wurde mit Heidenhains Eisenhämatoxylin, Saffranin, Fuchsin, Thionin. Als Macerationsflüssigkeiten dienten Kochsalzlösung und Wasser; hier blieben die Nebenhodenstückchen bis zur Dauer von acht Wochen. Zur Herstellung von Querschnitten von Spermien

dienten in gesättigter wässriger Sublimatlösung fixierte Stückchen des Nebenhodens.

Von Stier, Schaf und Hausziege standen mir frische, dem eben im Schlachthause getöteten Tiere entnommene Hoden zur Verfügung; vom Reh Hoden Tieren entnommen, die im Juni zur Birschzeit und Ende Juli, Anfang August zur Brunstzeit geschossen waren. (Es war nun kein Unterschied sowohl in der Menge wie in der Morphologie der im Nebenhoden vorhandenen Spermien bei Tieren, die im Anfang Juni und bei denen, die zur Brunstzeit geschossen waren; ich muss daher Bischoff (3), der angibt, der Rehbock habe nur zur Brunstzeit reifen Samen, widersprechen.) Vom Hirsch untersuchte ich die Spermien eines Brunsttieres; die Hoden kamen ca. 12 Stunden p. m. des Tieres in meinen Besitz; sodann stand mir reichliches, vom Wildprethändler bezogenes, relativ frisches Material zur Verfügung. Ich war imstande, noch nach vier Tagen von auf Eis gekühltem Material von Hirsch und Reh durch Anwärmen eine schöne Bewegung der Spermien zu erzielen.

Die Spermien des Rehes.[1])

Das Rehspermium lässt alle die von den Spermien der anderen Säugetiere bekannten Teile erkennen. Man kann an ihm unterscheiden den Kopf, ein deutliches Halsstück, den Schwanzfaden; an diesem wieder ein Verbindungsstück, ein Hauptstück, einen Endfaden (Fig. 1 und 2). Im Folgenden werde ich die einzelnen Teile der Reihe nach beschreiben.

Der Kopf zeigt von der Fläche gesehen eine breitlöffelförmige Gestalt; man kann sein Aussehen auch mit dem einer Fliegenpatsche vergleichen. Die grösste Breite des Kopfes entspricht ungefähr der Grenze zwischen oberem und mittlerem Dritteil seiner Längsachse. Nach hinten (dem Hals zu) verjüngt sich der Kopf und endet hinten mit einer halbmondförmigen Einschnürung, die — und das ist individuell verschieden — mehr oder weniger gekrümmt sein kann (Fig. 1). Die Grösse und Gestalt des Kopfes ist im allgemeinen regelmässig und bei den einzelnen Spermien desselben Tieres die gleiche; jedoch kann es vorkommen, dass die Samenfäden verschiedener Individuen

---

[1]) Im Folgenden werde ich mich der jetzt allgemein üblichen, von Retzius (1881) aufgestellten Terminologie bedienen.

in ihrer Grösse differieren. Unterschiede in der Gestalt ergeben sich ab und zu insofern, als das Verhältnis der Länge des Kopfes zur Breite wechseln kann, sodass man einerseits mehr längliche, anderseits mehr gedrungen gebaute Köpfe sieht.

Von der Kante gesehen (Fig. 2) erscheint der Kopf nicht als schlanker Stab, wie es sein müsste, wenn er platt wäre, sondern er zeigt eine konkave und konvexe Seite. Die konkave Seite ist löffelförmig eingedellt, rechts und links sind die Kanten des Löffels ziemlich stark umgebogen. Man ist so imstande, am Rehspermiumkopf zwei Seiten zu unterscheiden, die konkave, die Innenseite des Löffels — diese nenne ich nach dem Vorgang von Meves (7) für den Meerschweinchenspermiumkopf die Bauchseite — die konvexe, äussere, die Rückenseite. Es ist die Löffelform von der Kante aus sehr leicht zu sehen [1]) und muss als für das Rehspermium typisch betrachtet werden. Kann man sich jedoch von dem Bestehen der Löffelform von der Profilansicht leicht überzeugen, so lässt sie sich doch nicht von der Ansicht von der Fläche eruieren; man kann dann keine optischen Unterschiede auffinden, die die Löffelform zum Bewusstsein brächten. Es sind offenbar die Tiefenmasse des Löffels doch im Vergleich zu der Entfernung des beobachtenden Auges und der für so zarte Objekte immerhin relativ groben Einstellungsfähigkeit der Mikrometerschraube zu gering, um optisch erfasst zu werden. Man ist daher auch nicht imstande zu sagen, welche Seite, ob Bauchseite, ob Rückenseite im einzelnen Fall oben liegt.

An frischen Präparaten tritt eine Struktur des Kopfes zunächst nicht deutlich hervor, mit Hilfe der oben angeführten Methoden jedoch und an fixierten Präparaten gelingt es leicht, verschiedene Struktureigentümlichkeiten des Kopfes zu beobachten. Dieselben sind beim Rehspermium nicht von den an den Köpfen anderer Säugetierspermien beobachteten verschieden. In den Figuren 3, 13, 14, 15, 16 sind die einzelnen Teile des Kopfes gut zu sehen. Man kann das Vorderstück, das Hinterstück, das

---

[1]) Es sei bemerkt, dass man Kantenbilder in grosser Menge nur in frisch untersuchtem Material findet; in fixiertem Material sind sie sehr spärlich zu sehen; es scheinen sich bei der Fixierung durch die Osmiumdämpfe die Spermien alle umzulegen.

Schnitte von Spermienköpfen aus Schnitten von Rehnebenhodenstückchen lieferten Bilder, die die Löffelform bestätigten (Fig. 38, 39).

Innenstück oder die Innenkuppe [Ballowitz (1)] voneinander differenzieren. Auch die Kopfkappe ist zu sehen. Der hintere Teil des Kopfes ist durch verschiedene Lichtbrechung von dem vorderen verschieden und färbt sich auch stärker als der vordere (Fig. 3). Diese Tatsache ist bekannt und hat eben zur Aufstellung der zwei Teile, des Vorderstücks und des Hinterstücks, geführt. Einige Autoren, so Fürst[1]) für die Spermien des Stiers, nehmen auch eine chemische Differenz beider Teile an, und Retzius (8) ist geneigt, bei menschlichen Spermien, bei denen sich ähnliche Verhältnisse zeigen, dem zuzustimmen. Retzius (8) führt jedoch auch die Beobachtung an, dass die färberischen Eigenschaften zwischen Hinterstück und Vorderstück des Kopfes gerade umgekehrt sein können, indem das Vorderstück sich stärker färbt als das Hinterstück. Dieses Verhalten habe ich nun beim Rehspermium — wie auch beim Hirschspermium — oft beobachten können; und zwar ist meiner Ansicht nach dieser scheinbare Wechsel in der Färbbarkeit bedingt durch das Vorhandensein resp. Nichtvorhandensein der Kopfkappe. Ist das Vorderstück noch von der Kopfkappe bedeckt, so zeigen Vorderstück und Kopfkappe eine stärkere Tingierung als das Hinterstück (Fig. 15, 16); ist die Kopfkappe dagegen abgehoben, und nach meinen Erfahrungen kommt dies häufiger vor, wie es ja auch sonst bekannt ist, dass die Kopfkappe ein wenig resistentes, leicht zerfallendes Gebilde ist, so färbt sich das Vorderstück weniger als das Hinterstück (Fig. 3).

Auch beim Rehspermium differiert die Erstreckung der Kopfkappe nach hinten. Der Hinterrand der Kopfkappe kann die Grenze zwischen vorderem und hinterem Teil des Kopfes bilden, und so entstehen Bilder, wie die eben beschriebenen. In anderen Fällen endet sie weiter vorn und lässt einen Teil des Vorderstücks unbedeckt; es kommt dann zur Zeichnung der Innenkuppe (Fig. 13). Die Innenkuppe ist somit der von der Kopfkappe freigelassene Teil des Vorderstücks, die vordere Begrenzung der Innenkuppe entspricht also dem hinteren Rand der Kopfkappe. Fehlt die Kopfkappe ganz, so sieht man das heller gefärbte Vorderstück in seiner ganzen Ausdehnung (Fig. 3); ab und zu kann man noch den Eindruck der Kopfkappe, die futteralartig dem Vorderstück aufsass, an diesem noch erkennen.

[1]) Zitiert nach Retzius (8).

In neuerer Zeit sind in den Spermienköpfen des Menschen Einschlüsse verschiedener Art beschrieben worden, so von Bardeleben (2), Broman (4), Retzius (8).

Broman (4) gibt zahlreiche Abbildungen vakuolenartiger Einschlüsse in den Köpfen menschlicher Spermien. Ihr Vorkommen scheint ihm normal; nur wenn die Vakuolisation zu grösseren Assymmetrien führt, hält er sie für pathologisch. Die Vakuolen können nach ihm bersten und zu phantastisch tierähnlichen Spermienformen Anlass geben. Auch Retzius (8) hat derartige Einschlüsse gesehen und abgebildet. Nach ihm „sind die Einschlüsse recht rätselhaft und offenbar von etwas wechselnder Art". Er beschreibt solche verschiedener Grösse „mehr oder weniger grosse helle, sich in Färbungsflüssigkeiten (Anilinfarben, Hämatoxylin) nicht tingierende, scharf begrenzte, rundliche Körper, die meistenteils in der vorderen oder mittleren Partie des Kopfes liegen. Bald ist nur ein derartiges Gebilde vorhanden, bald finden sich zwei, drei, vier oder noch mehr solche, die zerstreut oder an einer Stelle gehäuft liegen können." Es sind diese wohl mit den Vakuolen Bromans identisch. „Neben diesen hellen, ziemlich schwach lichtbrechenden Körpern kommen aber auch andere vor, die das Licht stark brechen und demnach als mehr oder weniger glänzende Kugeln erscheinen. Bald sind sie weniger scharf begrenzt und zuweilen färben sie sich mit Hämatoxylin dunkel. Schliesslich gibt es aber noch eine Art Einschlüsse, die von den bisher erwähnten zu unterscheiden sind. In vielen Spermienköpfen bemerkt man nach Färbung mit Hämatoxylin nach Heidenhain eine Art sehr feiner „punktförmiger" Körper, die sich hierbei intensiv dunkel tingieren und scharf hervortreten. Aber auch ohne solche Färbung sind sie als feine „glänzende" Gebilde sichtbar. In ihrer Umgebung nimmt man in der Regel eine kleine, helle Zone wahr, die nach aussen hin sehr bestimmt begrenzt ist. Sie kommen so oft vor, dass ich einmal vermutete, sie seien möglicherweise konstante Bildungen, obwohl sie nicht immer sichtbar waren; sie sind nämlich oft so ausserordentlich klein, dass man sie nur mit Mühe wahrnehmen kann; bei genauem Nachspüren, Heben und Senken des Tubus erkennt man sie nicht selten in Köpfen, wo sie anfänglich nicht nachzuweisen waren. In der Regel sind sie nur einfach vorhanden, zuweilen trifft man sie auch zu zweien

in einem Kopf. Gewöhnlich finden sie sich in der vorderen Partie, bald mehr in der Nähe der Spitze oder der Mitte desselben, bald auch neben der Kante; ausnahmsweise trifft man sie auch in der hinteren Partie."

Diese letzten von Retzius beschriebenen, punktförmigen Körper scheinen mit denen von Eimer (6) beschriebenen und abgebildeten identisch zu sein. Dieser erwähnt am Kopf des Menschensowie des Meerschweinchenspermiums und zwar meistens im vorderen hellen Abschnitt ein kleines helles Pünktchen, selten deren zwei oder drei: er sagt davon, das Pünktchen, welches ich im Auge habe und welches ein konstantes Vorkommnis ist, dürfte identisch sein mit der von Kölliker aus dem Kopf der Samenfäden des Stiers erwähnten und als Überrest des Kernkörperchens gedeuteten Bildung."

Bardeleben (2) hat ebenfalls im Innern des Spermiumkopfes des Menschen auftretende tingible Körperchen gesehen; er lässt sie durch Kernteilung im Innern des Kopfes entstehen und durch Ausstossung sich aus demselben entfernen. Er fasst sie als Pol- und Richtungskörperchen auf und setzt sie den bei der Eireife gebildeten Polocyten homolog.

Im Rehspermium sieht man nun auch des öfteren die oben beschriebenen Vakuolen Bromans (Fig. 9); auch ist es leicht, sich von dem Vorhandensein der „punktförmigen" Körper zu überzeugen (Fig. 4, 14, 15). Man sieht sie teils einfach in der hellen Sphäre liegen; sie haben so eine grosse Ähnlichkeit mit Zentralkörperchen in ihrer Sphäre; zum Teil sieht man sie in der von Bardeleben beim Menschenspermium abgebildeten Weise zu zweien in einem hellen Hofe liegen; zum Teil liegen sie zu mehreren in einem Kopfe. Der vordere Teil des Kopfes scheint auch hier bevorzugt; eine Ausstossung derselben habe ich nicht beobachten können. Die Bardelebensche Erklärung dieser Gebilde ist als unrichtig zurückzuweisen. Die bei der Eireife gebildeten Polocyten sind den männlichen Geschlechtszellen der Spermiogenese homolog, die erste, allgemein ausgedrückt, der Spermatozyte, die zweite der Spermatide. Das durch Umformung aus der Spermatide hervorgegangene Spermium kann also nicht Körper in sich beherbergen, die mit den Polzellen der Oogenese homologisiert werden können. Andererseits bin ich jedoch auch nicht in der Lage, etwas zu ihrer Erklärung beibringen zu

können; ich beschränke mich daher vorläufig ihr Vorhandensein auch beim Rehspermium konstatiert zu haben und hoffe demnächst durch genaue Analyse der Histogenese ihrer wahren Natur auf die Spur zu kommen.

In den Ecken der grübchenförmigen Vertiefung des Kopfendes sieht man regelmässig — und es ist dies schon an den frisch in Kochsalz untersuchten Präparaten deutlich — rechts und links einen von dem übrigen Gewebe des Kopfes differenten, stärker lichtbrechenden Punkt, der mit je einem, das Halsstück durchsetzenden Teil des Achsenfadens zusammenhängt (Fig. 1, 2, 5, 6, 11, 12, 17). Es sind dies die von Ballowitz (1) zuerst als Ende des Achsenfadens gedeuteten und daher Endknöpfchen genannten Gebilde (die proximalen Zentralkörperchenderivate der neueren Autoren), die sich hier am Kopfe inserieren. Auch von der Kantenansicht sind die Endknöpfchen deutlich, und zwar gewöhnlich alle beide, da man nie ganz reine Kantenansichten zu Gesicht bekommt.

An den Kopf des Rehspermiums schliesst sich das deutliche Halsstück (Fig. 1, 2 etc.), man sieht in ihm regelmässig den in zwei Fäden geteilten Achsenfaden, der sich mit je einem Endknöpfchen in die hintere Aushöhlung des Kopfes anlegt. Auch ich möchte, wie Ballowitz für die von ihm untersuchten Säugerspermien, so für das Rehspermium annehmen, dass die Insertion mit Hülfe einer Kittsubstanz geschieht, die allerdings nur in sehr geringer Menge vorhanden ist. Nur an äusserst günstigen Stellen sieht man an frischen Präparaten um die Endknöpfchen einen hellen Ring, eben der optische Ausdruck einer die Köpfchen umgebenden, von dieser, sowie von der Substanz des Kopfes differenten Masse. Sodann kann man hie und da an frischen Kochsalzpräparaten an Spermien, an denen sich der Kopf vom Schwanz gelöst hat, mit unregelmässigen Konturen die durch Kochsalz leicht gequollene Kittsubstanz sehen; innerhalb dieser Masse sieht man dann noch deutlich die Endknöpfchen.

Die Gabelung des Achsenfadens im Halsstück ist für das Rehspermium typisch. Der Winkel, unter dem die Gabelung erfolgt, ist verschieden, und damit in Zusammenhang steht, dass einmal die Endknöpfchen direkt am Ende der halbmondförmigen Aushöhlung liegen, ein andermal mehr einander benachbart der Mitte derselben zu. Auch scheint es vorzukommen, dass die

Endknöpfcheninsertion seitlich verrückt ist am Kopf; es ist dies jedoch äusserst selten. Erwähnen will ich noch, dass es hie und da aussieht, als ob noch ein dritter Faden neben den zwei dickeren vorkomme (Fig. 7, 8, 18). Man kann dann auch drei Endknöpfchen wahrnehmen. Das dritte liegt dann gewöhnlich dem einen der beiden dichter an als wie dem anderen, so dass es nicht unwahrscheinlich ist, dass die Dreizahl durch die Teilung eines der ursprünglich vorhandenen zustande gekommen ist (Fig. 18). Man sieht diese Verhältnisse relativ klar an der Köpfe beraubten Schwanzfäden (Fig. 18), aber auch an unversehrten Spermien kann man bisweilen die Beobachtung machen, dass neben der normalerweise vorhandenen zwei Endknöpfchen in der Mitte der Aushöhlung noch ein drittes liegt (Fig. 7). Jedoch ist dies mit den besten Systemen eben noch zu sehen.

Es durchsetzt also beim Reh der Achsenfaden den Hals vollständig. Die Lage der Endknöpfchen ist dem Kopfende dicht anliegend; eine vom Kopfende mehr entfernte Lage der Endknöpfchen, wie sie für einige Tiere als typisch bekannt, und auch beim Menschen von Retzius in neuerer Zeit als des öfteren vorkommend, beschrieben worden ist, kommt beim Reh — und wie ich hier gleich bemerken will — bei seinen Verwandten nicht vor. Die Bilder, in denen man die Endknöpfchen vom Kopf getrennt sieht, sind als durch Luxation des Kopfes erstanden zu erklären.

In Waldeyers Arbeit „die Geschlechtszellen", im Handbuch der vergl. und experiment. Entwicklungslehre der Wirbeltiere" (10) findet sich der Passus: „die Zentrosomfäden, d. i. die den Hals durchsetzende Partie des Achsenfadens, stellen leicht zerreissliche Gebilde dar." Dem muss ich auf Grund meiner Erfahrungen an den Rehspermien — sowie an den Ruminantierspermien überhaupt — widersprechen; im Gegenteil, die Kontinuität des Achsenfadens ist durch eine starke Resistenz gerade in diesem Abschnitt garantiert, so findet man z. B. in Präparaten, die starken Insulten wie der Fäulnismaceration etc. lange Zeit unterworfen waren, stets Halsfaden und Endknöpfe in Zusammenhang, wie es doch nie sein könnte, wenn gerade dieser Stelle geringe Resistenz zukäme.

Nach Waldeyer (10) „ist der Hals als eine Art Gelenkstelle anzusehen, in welcher der Kopf gegen den Schwanz und

umgekehrt ziemlich beträchtliche Bewegungen auszuführen vermag, die sicherlich nicht gleichgiltig für den Einbohrungs- und Einschneidungsvorgang bei der Kopulation zwischen Ei und Spermium sind.“ Nach meinen Beobachtungen, die ich an lebenden Rehspermien machte, sind die Bewegungen — und es gilt dies auch für alle von mir untersuchten Ruminantierspermien — im Halsteil der Spermien minimal. Der Hals überträgt nur die Bewegungen des Schwanzfadens auf den Kopf. Mit dieser physiologischen Aufgabe zusammenhängend, muss die Einkittung der Endknöpfchen in den hinteren Teil des Kopfes eine feste, starre sein; d. h. so, dass die Endknöpfchen sich nicht etwa wie zwei Kugeln in einer Gelenkpfanne drehen können, sondern die Kittsubstanz muss die Endknöpfchen fest, unbeweglich in ihrer Lage gewissermassen eingypsen. Dass dieser „Gyps“ chemisch leicht angreifbar ist — und dafür spricht die Beobachtung, dass man in den Untersuchungsflüssigkeiten Schwanzfäden und Köpfe isoliert findet — tangiert die Auffassung einer mechanisch festen Verbindung nicht.

Der gegabelte Achsenfaden ist im Halsteil von einer homogenen Zwischensubstanz umgeben, dieselbe ist jedoch nicht an allen Spermien nachweisbar.

Auf den Hals folgt beim Rehspermium ein deutliches Verbindungsstück (Fig. 1, 2, 3, 6, 7, 11, 12, 17). Dasselbe besteht aus dem zentralen Achsenfaden, einer Spiralhülle und einer zwischen den Spiralen angehäuften Verbindungsmasse. Achsenfaden und Spiralhülle sind resistende Gebilde, während es durch Einwirkenlassen macerierender Flüssigkeiten gelingt, die Verbindungsmasse zum Zerfall zu bringen und so die Spiralhülle[1]) sichtbar zu machen. Es hat mir nun den Anschein, als ob im Verbindungsstück der Achsenfaden ebenfalls in zwei Fibrillen schon normalerweise

[1]) Zur Technik der Darstellung des Spiralfadens sei Folgendes gesagt. Bei resistenten Spermien, zu denen auch das Reh- und Hirschspermium gehört, ist das souveraine Mittel die Fäulnismaceration (Ballowitz 1); und zwar muss man sehr lange, 6—8 Wochen, macerieren lassen. Dann gelingt es, einwandsfrei die Spiralhülle zu sehen; auch langes Aufbewahren der Spermien in Kochsalzlösung in feuchter Kammer führt ab und zu zum Ziel. Die anderen empfohlenen Mittel, z. B. 1 pCt. Essigsäure etc. führen bei resistenten Spermien zu keinem Ergebnis, höchstens dass man, wenn man im Erblicken derartiger Gebilde schon eine grosse Übung hat, eine Andeutung von Querbändern sieht.

gespalten sei, die eben durch die beiden Hüllen zusammengehalten wären; erst an der Grenze zwischen Verbindungs- und Hauptstück scheint eine Vereinigung der beiden Fäden zu einem einzigen zu erfolgen. Das Verbindungsstück stellt so mit seiner Spiralhülle ein relativ festes, starres Gebilde dar, und dies hat seine physiologische Bedeutung, die darin zu suchen ist, dass das Verbindungsstück als festes Ganze gewissermassen die Triebstange für den Kopf bei der Vorwärtsbewegung darstellt.

Erwähnen will ich, dass man am vorderen Ende des Verbindungsstückes noch manchmal zwei Knöpfchen zu erblicken glaubt, die vorderen Abkömmlinge des distalen Zentrosoms der Autoren; jedoch sind meine Beobachtungen in dieser Hinsicht zu vager Natur, als dass ich das Vorkommen dieser Punkte als sicher und ständig bezeichnen möchte.

Das Hauptstück ist von dem Verbindungsstück durch seine hellere Beschaffenheit abgegrenzt; es nimmt nach hinten an Dicke allmählich ab; es besteht aus dem zentral verlaufenden Achsenfaden und einer denselben rings umgebenden Hülle; eine spiralige Struktur scheint derselben nicht zuzukommen; ab und zu habe ich eine quere Streifung des proximalen Teils der Hülle gesehen. Manchmal kommt es vor, dass die Hülle des Hauptstücks sich verschiebt, und man sieht dann hinter dem Verbindungsstück den freien Achsenfaden zu Tage treten.

An das Hauptstück schliesst sich das verschieden lange Endstück; dasselbe ist an frischen Präparaten als solches vom übrigen Schwanzfaden nicht zu differenzieren, sondern tritt nur an fixierten und gefärbten gut und deutlich hervor (Fig. 19).

Es ist mir gelungen, durch Fäulnismaceration eine Zerlegung des Achsenfadens in Fibrillen herbeizuführen. Ich lasse hier die Masse des Rehspermiums, an frischen Kochsalzpräparaten gemessen, folgen — mit einer Genauigkeit, wie es eben für so kleine Objekte möglich ist. Die Länge des Schwanzfadens genau zu messen, ist unmöglich, da derselbe nie gerade liegt.

Länge des Kopfes 7,5—8 μ, Breite des Kopfes an breitester Stelle 3,7—5 μ, Hals 0,5—0,8 μ, Schwanzfaden 50—52 μ. Davon auf das Verbindungsstück 8,8 μ.

Die Spermien des Hirsches.

Über die Hirschspermien (Fig. 11—19) kann ich mich kurz fassen, sie stimmen in allem mit den Rehspermien überein. Die Ähnlichkeit ist derart, dass es mir, wenn ich meine Präparate nicht genauestens bezeichnet hätte, nicht möglich gewesen wäre, im einzelnen Falle zu sagen, es ist Hirsch- oder Rehsperma. Die Messungen ergaben geringe Grössendifferenzen.

Masse: Länge des Kopfes 8,8—10 μ, Breite des Kopfes 5 μ, Hals 0,6—0,8 μ, Schwanzfaden 55—60 μ, davon Verbindungsstück 12,5 μ.

Die Spermien des Stieres.

Beschreibungen von Stierspermien existieren eine ganze Reihe; meine Untersuchungen können dem bis jetzt Bekannten nichts neues hinzufügen. Nur möchte ich der Auffassung, dass die Stierspermienköpfe stark abgeplattet sind, widersprechen. In der Arbeit von Retzius[1]) (8) ist ein Bild eines derartig stark abgeplatteten Spermiumkopfes des Stiers in Kantenansicht gezeichnet. Ich habe nun eine derartige Abplattung nie gefunden, muss vielmehr auf Grund meiner Befunde betonen, dass auch den Stierspermien die für Hirsch und Reh oben beschriebene Löffelform zukommt. In Figur 20 gebe ich eine Profilansicht des Stierspermiums wieder. Von den anderen Ruminantierspermien unterscheidet sich das Stierspermium durch die Kürze des Halsteils. Figur 21 gibt ein Bild von Einschlüssen in Stierspermienköpfen, die mit den von Retzius beschriebenen (s. o.) glänzenden, sich mit Hämatoxylin nach Heidenhain intensiv tingierenden Körpern des Menschenspermiums übereinstimmen.

Die Masse des Stierspermiums sind nach Waldeyer (10) Gesamtspermium 65 μ, Kopf 8 μ, Verbindungsstück 12 μ, Schwanz einschliesslich Verbindungsstück 57 μ; für den Hals fand ich als mittleren Wert 0,3—0,5 μ.

Die Spermien des Schafes.

Schafspermien sind von Schweigger-Seidel (9) und Ballowitz (1) beschrieben und abgebildet; sie sind dem Reh-, Hirsch- und Stierspermium ähnlich. Figur 22 zeigt ein Schafspermium von der Fläche, Figur 23 ein solches von der Kante. Charakteristisch ist für das Schafspermium, dass der Winkel der

[1]) Tafel 17, Figur 20.

Gabelung des Achsenfadens im Halsstück gewöhnlich ein relativ spitzer ist; mit dem stimmt überein die geringe Ausdehnung der halbmondförmigen Aushöhlung am hinteren Teil des Kopfes. Sodann habe ich beim Schaf des öfteren drei Endknöpfchen an Stelle der normalerweise vorhandenen zwei gefunden. Auch atypische Spermienformen habe ich beobachtet. Die Figuren 27, 28, 29 geben solche wieder. Auch Doppelschwänze sind relativ häufig. In vier Gesichtsfeldern eines gut diluierten Spermas traf ich durchschnittlich einen. Bei Broman (4) sind Abbate und Merkure zitiert, die Doppelschwänze beim Schaf gesehen haben. Leider waren mir ihre Arbeiten nicht zugänglich, so dass ich über ihre Figuren nichts aussagen kann. Die Doppelschwänze, die ich gesehen habe, zeigen einen breiten, plump gebauten Kopf, der hinten gerade endigt. An ihm inserieren zwei Geisseln mit je einem Endknopf. (Fig. 24—25). Diese Art der Insertion lässt mir auch für das Schafspermium die Art der Entstehung der Doppelschwänze glaubhaft erscheinen, wie sie Retzius (8) für das Zustandekommen der menschlichen Doppelschwänze schildert. Nach ihm „entsteht wenigstens die Mehrzahl der einköpfigen Doppelschwänze durch eine Spaltung des Achsenfadens in zwei Teile. Der Achsenfaden der normalen Spermien ist aller Wahrscheinlichkeit nach aus zwei solchen Teilfäden zusammengesetzt. Diese beiden Fäden können sich aber in einzelnen Fällen mehr oder weniger voneinander trennen. Gerade das Vorkommen der vielen Übergangsformen von den normalen einschwänzigen zu den ausgeprägt doppelschwänzigen ist ein kräftiger Beweis für diese Erklärung der Entstehung der letzteren Formen.“ Auch bei Schafspermien habe ich eine Menge derartiger Übergangsbilder von Spermien, deren Achsenfäden mehr weniger weit proximal zusammenliefen (Fig. 25, 26), bis zu solchen, deren Achsenfädenhälften vollkommen getrennt waren, gesehen (Fig. 24). Auf diese Bilder hin, sowie auf das einfache Vorhandensein der Endknöpfchen am Kopf stimme ich der Erklärungsweise von Retzius zu.

Nach Schweigger-Seidel (9) sind die Masse des Schafspermiums Kopf 0,008 mm, Mittelstück (= Verbindungsstück) 0,015 mm, Schwanz 0,055 mm. Dem füge ich hinzu: Hals 0,8 μ.

Die Spermien der Hausziege.

Spermien der Hausziege sind noch nicht beschrieben. In Figur 30 bilde ich ein solches von der Fläche, in Figur 31 von

der Kante gesehen, ab. Die Spermien stimmen in ihrer Morphologie vollkommen mit den oben beschriebenen der verwandten Tiere überein; nur hat es mir scheinen wollen, als ob die Tiefe des Löffels geringer sei als wie bei den anderen. In den Fig. 35, 36 gebe ich einige Bilder von im Ziegensperma beobachteten atypischen Formen, in Fig. 34 das eines Doppelschwanzes und in Fig. 32, 33 solche von Doppelköpfen. Formen mit mehr als zwei Köpfen und zwei Schwänzen habe ich in keinem Fall gesehen. Figur 37 zeigt endlich noch eine von den im Ziegenspermiumkopf des öfteren vorkommenden Vakuolen. Die Masse des Ziegenspermiums sind: Länge des Kopfes 7,5 μ, Breite des Kopfes 3,7 μ, Hals 0,8 μ. Schwanzfaden 52—55 μ. Davon auf Verbindungsstück 12,5 μ.

Von Anfang an hatte ich der Bewegungsform der von mir untersuchten Spermien meine Aufmerksamkeit zugewandt, und durch eine Reihe glücklicher Zufälle war ich in den Stand gesetzt, auch von dem selteneren Material, von Hirsch und Reh, lebendes Sperma auf seine Bewegung hin untersuchen zu können. Das Ergebnis meiner Untersuchung ist folgendes: die Bewegung der Spermien ist eine schraubenförmig rotierende, und zwar ist das aktive Moment der Bewegung gegeben in einer spiraligen Drehung des Schwanzfadens. Die Hauptbewegung des Schwanzfadens erfolgt im Hauptstück und Endstück. Die Erkursionen des Verbindungsstücks sind nur gering; es dreht sich als festes, starres Gebilde nur um sich selbst; der Kopf verhält sich passiv, die spiralige Drehung des Verbindungsstücks wird durch den Halsteil auf ihn übertragen: und so rotiert er um seine Längsachse. Man sieht daher den Kopf bald von der Fläche, bald von der Kante. In Übereinstimmung mit der dorsoventralen Struktur des Kopfes geht die Rotationsbewegung nur in einer Richtung vor sich und zwar immer nach der Seite hin, nach der die Bauchseite des Spermiumkopfes hin gerichtet ist. Die Analyse der Bewegungsform ist nicht leicht, und es bedarf dazu längeren Studiums; am besten eignen sich Spermien, die in ihrer Bewegungsfähigkeit schon etwas gelitten haben. Meine Befunde sind eine Bestätigung der Angaben Eimers (6), die er im Jahre 1874 über die Bewegungsart der Säugetierspermien machte; es war der Versuch, alle Bewegungsäusserungen der Säugetierspermien auf das Prinzip der Schraube zurückzuführen, ebenso wie er für die korkzieherartigen Vögel- und Amphibienspermien eine

schraubige Bewegung nachweisen konnte. Für die Spermien der Vögel und Amphibien, deren Kopfform nur die Bewegung unter Rotation um die Längsachse als einzig zweckmässig erscheinen lässt, sind seine Angaben durch zahlreiche Nachuntersuchungen anerkannt worden; für die Säugetierspermien steht eine Bestätigung noch aus, nur Bardeleben (2) beschreibt für das Menschenspermium eine Vorwärtsbewegung durch Rotation um die Längsachse; von einigen sind die Angaben Eimers direkt als unrichtig bekämpft worden. So lässt von Brunn (5) die Bewegung bei den Säugetierspermien ganz ebenso vor sich gehen wie bei den Flimmerzellen, indem sie sowohl in demselben Rhythmus erfolgt wie dort, wie auch nur in einer Ebene geschieht wie bei jenen. Es würde somit die Bahn eines sich bewegenden Spermiums eine Wellenlinie sein. Für die von mir untersuchten Ruminantierspermien trifft diese Bewegungsart nicht zu, hier ist die Bahn des Spermiums eine Spirale. Es ist die Form der Spermienköpfe oft mit menschlichen Werkzeugen verglichen und in ihrer mechanischen Zweckmässigkeit gewürdigt worden, so die Bohrerform der Spermienköpfe bei den Vögeln, die Spatenform bei mehreren Säugern. Auch die den Spermienköpfen der Ruminantier eigene „Löffel"-form ist von mechanischem Gesichtspunkt aus äusserst praktisch und geeignet, sich in die weiche Protoplasmamasse des Eies einzuschaufeln.

Fasse ich die Resultate dieser vergleichenden Betrachtung der Ruminantierspermien zusammen, so hat sich zunächst die morphologische Gleichheit des Reh- und Hirschspermiums mit den bis jetzt bekannten ergeben. Als wichtig dünkt mich dann hervorzuheben die allen diesen Tieren gemeinsame Löffelform des Spermiumkopfes, die Gabelung des Achsenfadens im Halsteil[1]), die Versteifung des Verbindungsstücks durch die Spiralhülle. Als Bewegungsart hat sich eine schraubenförmig rotierende, hervorgerufen durch spiralige Drehung des Schwanzfadens nachweisen lassen. Es rotiert somit der Kopf bei seiner Vorwärtsbewegung um die Längsachse, und diese Rotation in Verbindung mit der Löffelform gibt mechanisch günstige Bedingungen für den Kopu-

[1]) Nach den Bildern, die Ballowitz vom Schweinespermium gibt, ist diese Gabelung auch beim Schwein vorhanden, sie scheint somit für alle Artiodaktylen typisch.

lationsakt zwischen Ei und Spermium. In Zusammenhang mit der dorsoventralen Struktur des Kopfes steht die nur einförmig (über den Bauch des Löffels) erfolgende Drehbewegung.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1. Ballowitz, E. Weitere Beobachtungen über den feineren Bau der Säugetierspermatozoen. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. 52, 1891.
2. Bardeleben, Karl. Über den feineren Bau der menschlichen Spermatozoen. Verhandlungen d. anat. Gesellschaft. 5. Versammlung in München. Anat. Anzeiger, Bd. 6, p. 157.
3. Bischoff, Th. Entwicklungsgeschichte des Rehes. Giessen 1842.
4. Broman, Ivar. Über atypische Spermien (speziell beim Menschen.) Anat. Anzeiger, 21. Bd., 1902.
5. v. Brunn, A. Beiträge zur Kenntnis der Samenkörper und ihrer Entwicklung bei Säugetieren und Vögeln. Arch. f. mikrosk. Anat. 1884, 23. Bd.
6. Eimer, Th. Untersuchungen über den Bau und die Bewegung der Samenfäden. Verhandl. d. phys. med. Gesellschaft zu Würzburg, 1874.
7. Meves, Fr. Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat., 1899, 54. Bd.
8. Retzius, G. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Spermien des Menschen und einiger Säugetiere. Biol. Untersuch. Neue Folge Bd. X, H. 7, 8.
9. Schweigger-Seidel, F. Über die Samenkörperchen und ihre Entwicklung. Arch. f. mikr. Anat., 1865, Bd. 1.
10. Waldeyer, W. Die Geschlechtszellen. Handbuch der vergl. und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, herausgegeben von Dr. O. Hertwig 1901, 1. Heft, p. 86.

Erklärung der Figuren auf Tafel XXVIII und XXIX.

Sämtliche Figuren sind mit Zeiss, Apochromat 3 mm (Apertur 130) und Ocular 12 (T. L. 160) unter Benützung des Abbeschen Zeichenapparates (Projektion auf Objekttischhöhe) entworfen; sie sind dann 2mal linear vergrössert.

Fig. 1 und 2. Rehspermium von der Fläche und von der Kante gesehen. K = Kopf, H = Hals, Ek = Endknöpfchen, V = Verbindungsstück. Techn. frisch in Kochsalz.

Fig. 3. Rehspermiumkopf ohne Kopfkappe. Vs = Vorderstück, Hs = Hinterstück des Kopfes. Techn. Osmium. Eisenhäm.

Fig. 4. Rehspermiumkopf mit „punktförmigen" Körperchen. Techn. Osmium. Eisenhäm.

Fig. 5. Rehspermium; Spiralhülle (Sp) deutlich. K = Kopf, H = Hals. Techn. Wassermaceration, Eisenhäm.

Fig. 6. Rehspermium, es haben sich nur einige Touren der Spiralhülle (Sp) erhalten. K = Kopf, H = Hals. Techn. Wassermaceration, Eisenhäm.

Fig. 7. Rehspermiumkopf mit 3 Endknöpfchen (Ek). Techn. Kochsalz, Eisenhäm.

Fig. 8. Rehspermium; Schwanzfaden ohne Kopf; man sieht ebenfalls 3 Endknöpfchen. Techn. Kochsalz. Eisenhäm.

Fig. 9. Rehspermiumkopf mit Vakuolen (Va). Techn. Osmium, Saffranin.

Fig. 10. Rehspermium; Schwanzfaden ohne Kopf. Techn. Osmium, Thionin.

Fig. 11, Fig. 12. Hirschspermium von der Fläche und von der Kante gesehen. K = Kopf, H = Hals, Ek = Endknöpfchen, V = Verbindungsstück. Techn. frisch in Kochsalz.

Fig. 13. Hirschspermiumkopf mit Kopfkappe (Kk), Innenkuppe (Ik) und Hs = Hinterstück. Techn. Osmium, Eisenhäm.

Fig. 14. Hirschspermiumkopf mit „punktförmigen" Körpern. Techn. Osmium. Eisenhäm.

Fig. 15. Hirschspermiumkopf mit Kopfkappe (Kk) und „punktförmigem" Körper. Techn. Osmium. Eisenhäm.

Fig. 16. Hirschspermiumkopf mit Kopfkappe (Kk). Techn. Osmium, Eisenhäm.

Fig. 17. Hirschspermium. Spiralhülle (Sp). Techn. Wassermaceration. Eisenhäm.

Fig. 18. Hirschspermium. Schwanzfaden ohne Kopf, man sieht drei Endknöpfchen (Ek). Techn. Kochsalz, Osmium, Eisenhäm.

Fig. 19. Hirschspermium, hinteres Stück des Hauptstücks (Hst) und Endfaden (Ef). Techn. Osmium, Eisenhäm.

Fig. 20. Stierspermium, von der Kante gesehen. K = Kopf, H = Hals, V = Verbindungsttück, Ek = Endknöpfchen. Techn. frisch in Kochsalz.

Fig. 21. Stierspermiumkopf mit tingiblem Körper. Techn. Osmium, Eisenhäm.

Fig. 22 und 23. Schafspermium von der Fläche und von der Kante gesehen. K = Kopf, H = Hals, V = Verbindungsstück, Ek = Endknöpfchen. Techn. frisch in Kochsalz.

Fig. 24—26. Schafspermium. Doppelschwänze. Techn. Osmium, Eisenhäm.

Fig. 27—29. Schafspermium, atypische Formen. Techn. Osmium, Eisenhäm.

Fig. 30, 31. Ziegenspermium; von der Fläche und von der Kante gesehen. K = Kopf, H = Hals, V = Verbindungsstück, Ek = Endknöpfchen. Techn. frisch in Kochsalz.

Fig. 32, 33. Ziegenspermium. Doppelköpfe, die Endknöpfchen sind noch nicht sichtbar. Techn. frisch in Kochsalz.

Fig. 34. Ziegenspermium. Doppelschwanz. Techn. Osmium, Eisenhäm.

Fig. 35, 36. Ziegenspermium, atypische Formen. Techn. Osmium, Eisenhäm.

Fig. 37. Ziegenspermiumkopf mit einer Vakuole. Techn. Osmium, Eisenhäm.

Fig. 38. Querschnitte von Rehspermiumköpfen a) ungefähr im vorderen Dritteil, b) ungefähr an der breitesten Stelle, c) ungefähr im hinteren Dritteil.

Fig. 39. Sagittalschnitt, ungefähr in der Medianlinie durch einen Rehspermiumkopf. Fig. 38 und 39. Techn. aus Schnitten von in Sublimat fixierten Rehnebenhodenstückchen. Eisenhäm.

Zur Kenntnis des Pericardialepithels.

Von
W. Tonkoff.

Im 4. Heft, Band 62 des Archivs für mikroskopische Anatomie erschien unter dem obigen Titel eine Arbeit von A. Sommer, die mir zu folgender Mitteilung Veranlassung gibt. Autor untersuchte das Pericardialepithel der Katze, und fand in demselben keinmal vielkernige Zellen, wie ich sie mehrere Jahre zurück beschrieben habe (Anat. Anz., Bd. 16, No. 10 und 11).

Indem Sommer nach einer Erklärung für diese abweichenden Befunde sucht, kommt er auf meine Untersuchungsmethode zu sprechen. (Sommer selber benutzte ausschliesslich die Schnittmethode, parallel zur Oberfläche des Pericards). Wie in meiner früheren Mitteilung angegeben worden ist, „so habe ich das Pericardium des eben getöteten Tieres mit einer schwachen Lösung ($^1/_{10}$ – $^1/_{20}$ %) von Arg. nitric. $^1/_2$ Minute lang behandelt und dasselbe in einer Schale mit destilliertem Wasser dem Sonnenlichte auf $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde ausgesetzt". Weiter wurde das Präparat mit Pikrokarmin nach Hoyer 24 Stunden lang gefärbt und in eine Mischung von Glyzerin und Wasser zu gleichen Teilen gebracht; hier wird das Epithel mit einem Messer abgeschabt. Liess ich das Objekt etwas länger in Glyzerin liegen, so gelang es mir manchmal, dass das dünne Häutchen des Epithels nach einem Aufschütteln sich von selbst auflöste.

Sommer ist nun der Meinung, es unterliege keinem Zweifel, „dass seine Methode exakter ist als die von mir angewandte, weil beim Abschaben des Pericards sowohl Schichten von dünnen Epithelzellen übereinander zu liegen kommen können, als auch — bei der Pleura pericardiaca — Zellen des unterliegenden lockeren Bindegewebes gleichzeitig mit dem Epithel abgelöst werden können. Auf diese Weise", sagt Sommer, „könnte das Bild einer mehr- oder vielkernigen Zelle unter Umständen vorgetäuscht werden". Weiter jedoch kommt Sommer zum Schlusse, dass ein Beobachtungsfehler dabei auszuschliessen ist.

Ich meinerseits muss auch sagen, dass von einem derartigen Beobachtungsfehler nicht die Rede sein kann: die charakteristische Gruppierung der Zellen, ihre Form und Grösse, schliesslich ihre Lage in einer Ebene, alles das weist darauf hin, dass die Kerne einer Epithelzelle zugehören; Falten der Epithellamelle und

unterliegende Bindegewebszellen können höchstens einen Anfänger irre leiten.

Für verdient halte ich den Vorwurf von Sommer, dass die Zahl der untersuchten Tiere von mir nicht angegeben worden ist; ich habe mich in diesem Falle gegen eine Regel vergangen, welche ich stets für sehr wichtig gehalten. Die vielkernigen Zellen habe ich jedoch dermassen konstant gefunden, dass es mir niemals in den Sinn gekommen ist meine Beobachtungen durch Zahlen zu bekräftigen. Bei der abermaligen Durchsicht meiner Präparate und Aufzeichnungen erwies es sich, dass ich nicht weniger als 10 erwachsene Katzen (vorwiegend alte) untersucht hatte; es ist somit nicht daran zu denken, dass mein Befund ein zufälliger ist. Bei allen Tieren hatten die serösen Häute der Brusthöhle ein durchaus normales Aussehen; infolge dessen fällt es schwer die Anwesenheit der vielkernigen Zellen durch einen krankhaften Zustand der Gewebe zu erklären. Besonders viele Riesenzellen finden sich, worauf ich auch früher hingewiesen habe, bei alten Katzen. Sehr interessant erscheint mir der Umstand, dass ich einmal (wie ich jetzt in meinen früheren Aufzeichnungen lese) besonders zahlreiche vielkernige Zellen bei einer schwangeren Katze gefunden habe; die Anwesenheit derselben beweist somit durchaus nicht ein vollkommenes Abwelken des Organismus.

In seinem Zweifel über die Richtigkeit meiner Befunde vergisst Sommer, dass ich vielkernige Zellen nicht nur bei der Katze beschrieben habe — ich fand sie (wenn auch nicht in so grosser Zahl) beim Hunde, Kaninchen, bei der weissen Ratte und sogar bei einigen Vögeln (s. das Original). Wir haben somit nicht einen Einzelfall vor uns, sondern eine weitverbreitete Erscheinung.

Es ist zu bedauern, dass Sommer nicht zuerst meine Methode ausversucht hat; möglicherweise würden die Resultate dann andere gewesen sein; mein Verfahren ist sehr einfach und gibt gleichzeitig die Möglichkeit sehr grosse Abschnitte der Epithellamelle zu studieren. Es ist noch hinzuzufügen, dass ich im Besitz vieler Präparate bin, in denen Stücke des Pericardiums (nach der Behandlung mit Silber und Borax-Karmin oder Hämatoxylin) in toto in Balsam eingeschlossen sind; dieselben weisen das nämliche Verhalten auf.

Wenn auch die Frage nach der Herkunft der vielkernigen Zellen im Pericard und der Pleura eine andere Deutung zulassen kann als die, welche ich in meiner früheren Abhandlung angeführt habe, so ist die Tatsache des Vorhandenseins derselben bei normalem Zustande der serösen Häute für mich nach wie vor durchaus zweifellos.

Als diese Zeilen bereits niedergeschrieben waren, untersuchte ich nach dem früheren Verfahren das Pericardialepithel eines erwachsenen Katers und fand in demselben (wenn auch nicht in grosser Zahl) Zellen mit vielen (bis 10) Kernen zerstreut zwischen gewöhnlichen einzelligen. Es ist hinzuzufügen, dass das Tier, soweit aus dem Zustande der Zähne geschlossen werden kann, durchaus nicht alt war.

St. Petersburg, November 1903.

Aus dem I. anatomischen Institut zu Wien.

Zur Frage der primären Lagebeziehungen beider Pankreasanlagen des Menschen.

Von

Konrad Helly.

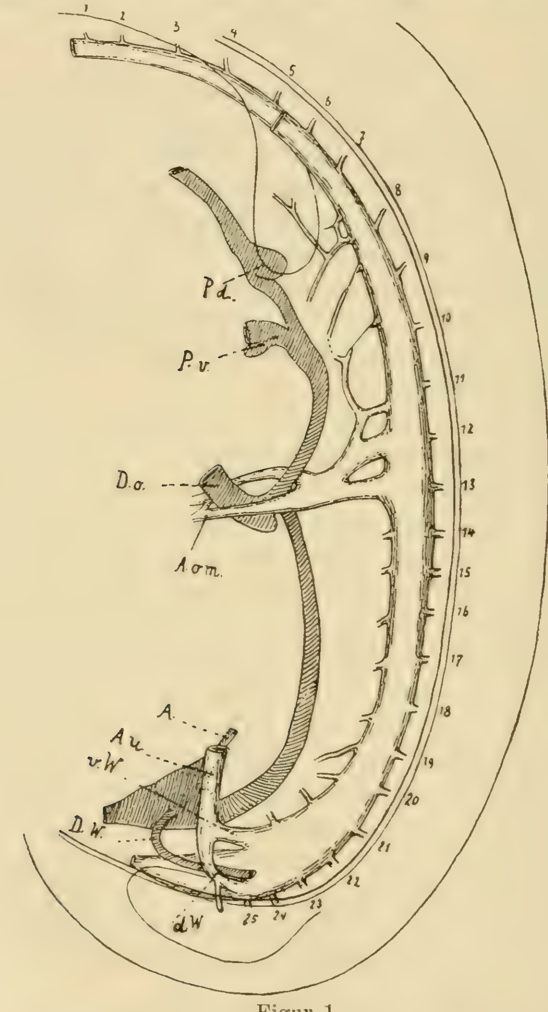
Hierzu 3 Textfiguren.

Im 62. Band dieses Archivs erschien unter dem Titel: „Über die Verlagerung des dorsalen Pankreas beim Menschen" ein Aufsatz von Völker, worin derselbe die Frage erörtert. „ob sich das dorsale Pankreas des Menschen gleich primär, mehr proximal als die Leber, oder ob es sich weiter distal als diese, wie bei allen untersuchten Säugetieren entwickelt und ob es sich erst in der späteren Entwicklung proximalwärts über den Lebergang verschiebt?"

Auf Grund der Befunde an je einem 3 mm, 0,93 cm, 1 cm und 2,9 cm langen menschlichen Embryo, bei welchen sich in den ersten drei Fällen eine kaudale Lage des dorsalen Ganges, im letzteren aber das definitive Verhältnis beider Gänge vorfindet, kommt Völker zu dem Schlusse, „dass die Mündungen des Pankreas und der Leber nicht sofort in einem definitiven Verhältnisse zu einander angelegt sind, sondern dass sie sich im Verlaufe der embryonalen Entwicklung gegeneinander verschieben." In ähnlichem Sinne hatte er sich schon in seiner früheren Arbeit: „Beiträge zur Entwicklung des Pankreas bei den Amnioten" (dieses Archiv, Bd. 59) gegen meine unter dem Titel: „Zur Pankreasentwicklung der Säugetiere" (dieses Archiv, Bd. 57) vertretene, entgegengesetzt lautende Ansicht gewendet. Da ich aber in einigen „Bemerkungen zum Aufsatz Völkers: „Beiträge zur Entwicklung des Pankreas bei dem Amnioten" (dieses Archiv, Bd. 60) an meinem Standpunkt festhielt, verfolgt Völker mit dieser neuerlichen Veröffentlichung den Zweck, die Unhaltbarkeit meiner Ansicht klarzulegen.

Ich glaube nun, dieselbe nicht besser verteidigen zu können, als durch die Wiedergabe entsprechender Befunde an menschlichen Embryonen früher Altersstufen. Ich wähle zu diesem Zwecke die Rekonstruktionen, welche Tandler in seiner kürzlich erschienenen Arbeit: „Zur Entwicklungsgeschichte der mensch-

lichen Darmarterien“ (Anat. Hefte, Bd. 23) von je einem 5 mm, 9 mm und $12^1/_2$ mm langen Embryo gegeben hat, indem ich mit freundlicher Erlaubnis des Autors dieselben samt ihrer Originalbezeichnung hier zum Abdruck bringe (Fig. 1, 2, 3).



Figur 1.

Sagittalrekonstruktion des Embryo hum. II bei 200 facher Vergrösserung rekonstruiert, bei 40 facher Vergrösserung reproduziert.

A. = Allantois. A. o. m = Art. omphalomesenterica. A. u. = Art. umbilicalis. D. W. = Ductus Wolffii. P. d. = Pankreas dorsale. P. v. = Pankreas ventrale. d. W. = dorsale, v. W. = ventrale Wurzel der Arteria umbilicalis.

Da sieht man nun, dass ähnlich wie an den Embryonen im „Atlas menschlicher Embryonen“ von His gerade der jüngste Embryo eine kraniale Lage der dorsalen Pankreasanlage zeigt, während bei dem folgenden beide Anlagen einander gegenüberliegen und beim ältesten die dorsale Anlage als die kaudale

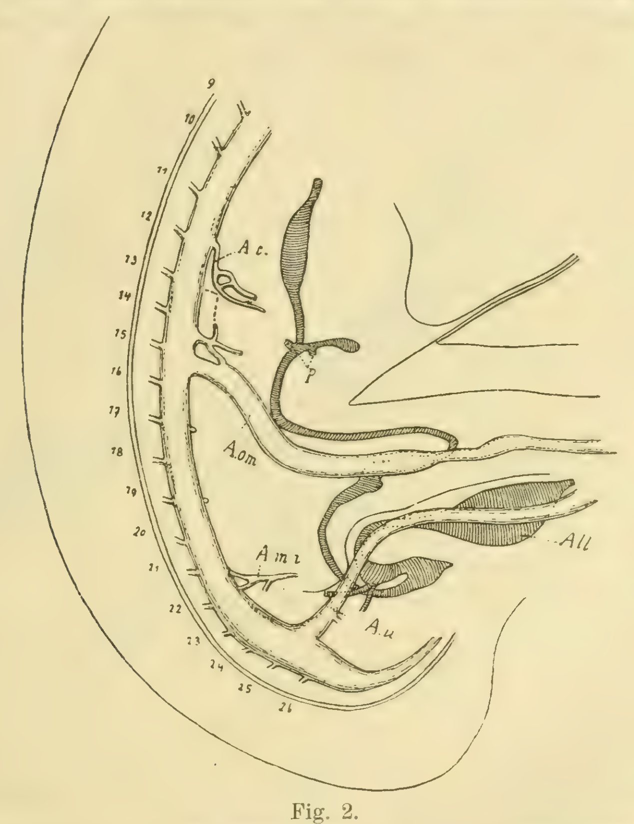


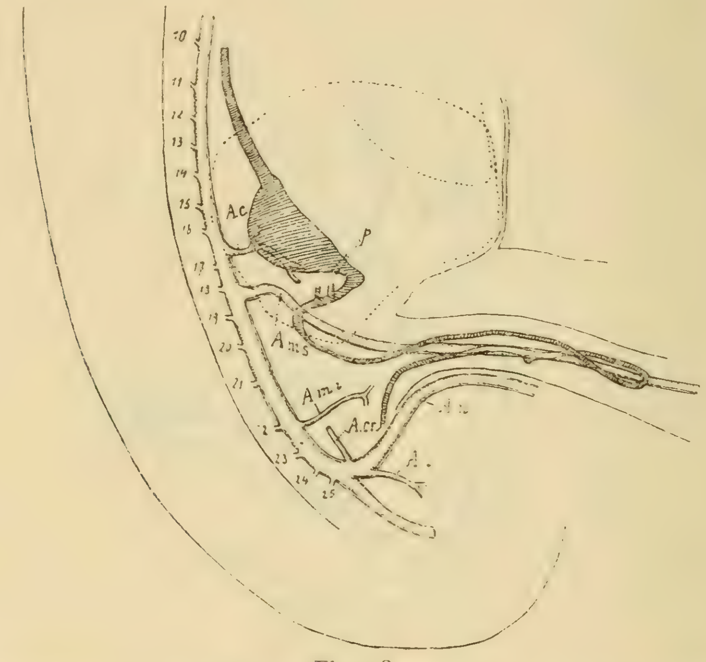
Fig. 2.

Sagittalrekonstruktion des Embryo hum. La., bei 50facher Vergrösserung rekonstruiert, bei 20facher Vergrösserung reproduziert.

A. c. = Art. coeliaca. A. o. = Art. omphalomesenterica. A. m. i. = Art. mesenterica inferior. A. u. = Art. umbilicalis. All. = Allantois. P. = Pankreas.

erscheint. Von der vollständigen Richtigkeit dieser Rekonstruktionen habe ich mich selbst überzeugt und stehe daher auch nicht an, die Verlässlichkeit der von His gegebenen Abbildungen, an der Völker zu zweifeln scheint, anzuerkennen. Sie bieten ja ganz ähnliche Verhältnisse dar, sodass Völker selbst zugibt, dass „im Atlas von His jene vier Embryonen,

welche das Pankreas mehr distal als den Ductus choledochus gezeichnet haben, erwiesen älter sind, als jene, bei welchen er proximal gezeichnet ist, dass sie sich also nicht dazu eignen, um zu beweisen, dass sich bei den älteren Embryonen der Ductus Santorini in proximaler Richtung verschiebt. Die Embryonen von His, insoweit die Konstruktion gezeichnet ist, würden gerade das Gegenteil beweisen.



Figur 3.

Sagittalrekonstruktion des Embryo hum. K. S. bei 33facher Vergrösserung rekonstruiert, bei 20facher Vergrösserung reproduziert.

A. c. = Art. coeliaca. A. m. s. = Art. mesenterica sup. A. m. i. = Art. mesenterica inf. A. cr. = Art. cruralis. A. i. = Art. ischiadica. A. u. = Art. umbilicalis. P. = Pankreas ventrale und dorsale.[1])

Füge ich noch den in meiner oben erwähnten Arbeit angeführten Embryo von etwa $7^1/_2$ mm Länge hinzu, der, wie aus einem Plattenmodell hervorgeht (l. c. Taf. XVII, Fig. 30) ein kranial gelegenes, dorsales Pankreas besitzt, so sieht man, dass es nicht schwer fällt, eine grössere Menge früher Entwicklungs-

[1]) Anm. d. Verf.: Der kaudale Gang entspricht dem Pankreas dorsale.

stufen menschlicher Embryonen aufzufinden, bei denen dieses Lageverhältnis beider Pankreasanlagen angetroffen wird. Das gegenteilige Verhalten betrachte ich eben nach wie vor als den entwicklungsgeschichtlichen Ausdruck jener Varietäten, die sich ja auch beim Erwachsenen nicht gar so selten vorfinden. Von diesem Gesichtspunkt aus erscheint es weiterhin nur natürlich, dass man ganz regellos in verschiedenen embryonalen Altersstufen eine atypische gegenseitige Lagerung der Mündungen beider Pankreasanlagen finden kann. Ich verweise da auf meine Abhandlung: „Zur Entwicklungsgeschichte der Duodenalpapillen des Menschen" (dieses Archiv, Bd. 56), worin u. a. diesbezügliche normalen, menschlichen Embryonen je ein 20 mm, 51 mm und 80 mm langer Embryo abgebildet ist (Fig. e, h, m), bei denen die gedachten Mündungen in gleicher oder nahezu gleicher Höhe gelagert sind.

Ein abschliessendes Urteil über die primäre Lage der dorsalen Pankreasanlage beim Menschen gegenüber der ventralen wird meines Erachtens erst möglich sein, wenn ein genügend grosses Material jüngster Embryonen untersucht sein wird, sodass hierüber gewissermassen eine beweisende Statistik aufgestellt werden kann. Selbstverständlich verschliesse ich mich nicht der Möglichkeit einer späteren gegenseitigen Wanderung beider Pankreasanlagen; nach den mir bis jetzt bekannten eigenen und fremden Befunden aber — bei etwa 28 Stadien unter 3 cm gr. L. nur siebenmal kaudale Lage des dorsalen Pankreas — sehe ich mich jedoch noch nicht veranlasst, meine seinerzeit geäusserte Ansicht aufzugeben, dass auch beim Menschen die endgiltige Lage beider Mündungen des Pankreas von allem Anbeginne ihrer Entwicklung angedeutet erscheint.

Wien, Oktober 1903.

Nachtrag bei der Korrektur. Inzwischen ist die Embryonensammlung des Instituts um je einen menschlichen Embryo, H_1 und MB von 9,5 bezw. 6,5 mm gr. L., vermehrt worden. Ersteren verdankt die genannte Sammlung, wie schon manche andere, der Güte des Herrn Prof. K. A. Herzfeld. Beide Embryonen zeigen in zweifelloser Weise die kraniale Lage der dorsalen Pankreasanlage ausgeprägt — eine neuerliche Bestätigung für die Richtigkeit meiner vorstehend vertretenen Auffassung.

Aus dem anatomisch-biologischen Institut zu Berlin.

Zentrifugierversuche an unbefruchteten Eiern von Rana fusca.

Von
G. Wetzel.

Hierzu 6 Textfiguren.

Im Wintersemester 1903 teilte mir Herr Professor O. Hertwig mit, dass er die Absicht habe, eine Reihe von Versuchen über die Wirkung der Zentrifugalkraft auf die ersten Entwicklungsstadien von Eiern verschiedener Tiere auszuführen und forderte mich auf, von diesen Versuchen diejenigen an Rana fusca mit ihm gemeinsam anzustellen. Herr Professor O. Hertwig, welcher bekanntlich schon 1897 derartige Experimente am Froschei vorgenommen hatte, hegte diesmal die Absicht, den Einfluss der Zentrifugalkraft auf unbefruchtete Froscheier zu studieren, da sich 1897 die Versuche nur auf die Zeit nach der Befruchtung erstreckt hatten.

Zur Ausführung derartiger Arbeiten hatte Herr Professor Hertwig von der Firma Leppin und Masche (Berlin) einen Zentrifugierapparat mit elektrischem Betrieb konstruieren lassen, dessen Beschreibung an anderer Stelle erfolgen wird. Da Herr Professor Hertwig gleichzeitig noch eine andere Art von Experimentaluntersuchung, deren Veröffentlichung demnächst bevorsteht, an den Froscheiern begonnen hatte und sich durch dieselben mehr als er erwartet hatte, in Anspruch genommen sah, gestattete er mir, die Zentrifugierversuche, bald nachdem sie begonnen worden waren, einstweilen ohne seine Mitwirkung fortzuführen und die hierbei gewonnenen Ergebnisse zum Gegenstand einer selbständigen Mitteilung zu machen.

Zu Beginn der Untersuchungen wurden neben den unbefruchteten Eiern auch befruchtete zentrifugiert. Über diese sei nur kurz bemerkt, dass sie überwiegend zu Missbildungen führten, welche man unter die Klasse der von O. Hertwig als Spina bifida (Asyntaxia medullaris Roux) bezeichneten Abnormitäten zu rechnen hat.

Bei den Versuchen an unbefruchteten Eiern habe ich anfangs mit beliebig orientiertem Eimaterial gearbeitet. Sodann

versuchte ich, um genauer kontrollierbare Bedingungen zu haben, wie die Objekte sich verhalten würden, wenn man sie einmal in normaler Richtung (weisses Feld zentrifugal), ein andermal in umgekehrter (weisses Feld zentripetal) zentrifugieren würde. Späterhin ist nur noch mit solchen, genau orientierten Eiern gearbeitet worden.

Für den Zweck einer genauen Orientierung erwies sich mir nach einigem Ausprobieren die nebenstehende Vorrichtung (Figur 1—3) als sehr geignet.

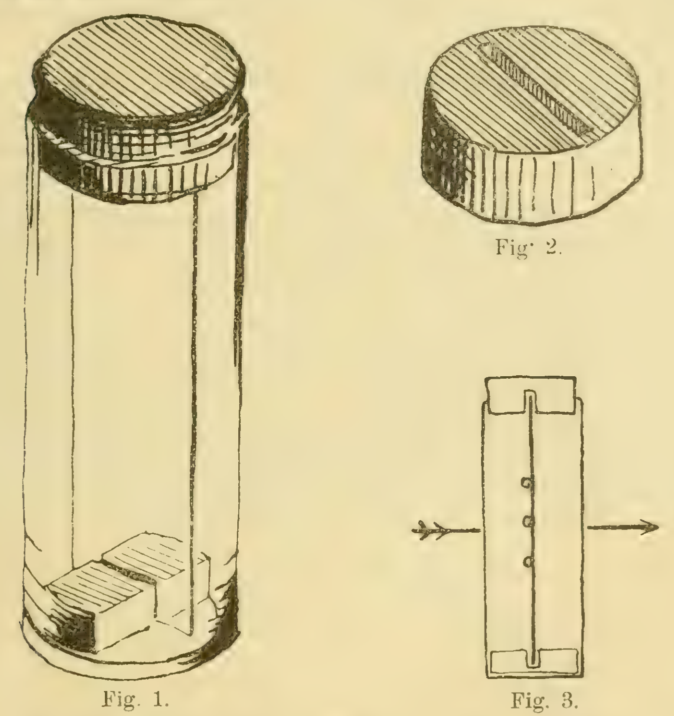


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3.

Die Grundlage dieser Vorrichtung ist der von O. Hertwig zu den Versuchen an befruchteten Eiern benutzte mit einem Kork verschlossene Glaszylinder, welcher mit seiner Achse tangential an den Radien des Zentrifugiergerüstes angebracht wird. Für den besonderen Zweck der vorliegenden Arbeit traf ich innerhalb dieses Zylinders folgende Anordung:

Die Eier werden auf einen Objektträger (englisches Format) aufgesetzt. Der Glaszylinder erhält unten eine Korkeinlage. Diese sowohl wie der Stopfen werden in der Mitte mit einer Rinne

versehen, welche so breit ist, dass der Objektträger dadurch an seinen beiden Enden unter einer geringen Reibung festgehalten wird. Auf diese Weise ist eine unveränderliche Stellung des Objektträgers und damit der Eier erreicht.

Diejenige Seite des Objektträgers, auf welcher die Eier aufgesetzt sind. ist der Achse des Rotationsapparates zugekehrt und der Objektträger wird (durch Drehen des Glaszylinders in seinem Lager) genau senkrecht gestellt. Der Pfeil in Figur 3 deutet die Richtung an, in welcher die Zentrifugalkraft wirkt. Die Innenseite des Zylinders ist mit feuchtem Fliesspapier belegt, um dem Eintrocknen der Eier vorzubeugen.

Auf der Versuchsanordnung beruhen noch folgende Besonderheiten:

1. Da die Eier gegen die Glasplatten gepresst werden, so nehmen sie eine, bei grosser Umdrehungszahl sehr beträchtliche Abplattung an und werden linsenförmig. Fig. 4 zeigt einen Schnitt durch ein solches Ei, welches nach ca. $3^1/_2$stündigem Zentrifugieren bei 300 Umdrehungen (40 cm Radius) konserviert wurde. — Die Einziehung zu beiden Seiten des animalen Poles ist vielleicht auf die Wirkung der Konservierung zurückzuführen. Ich muss dies noch dahingestellt sein lassen. — Nach Aufhören der Rotationen muss sich natürlich ein Bestreben geltend machen, das Ei wieder mehr der Kugelform zu nähern. Welche neuen Komplikationen hierdurch enstehen, lässt sich noch nicht sagen. Ein gewisser Grad der Abplattung bleibt aber dauernd bestehen.

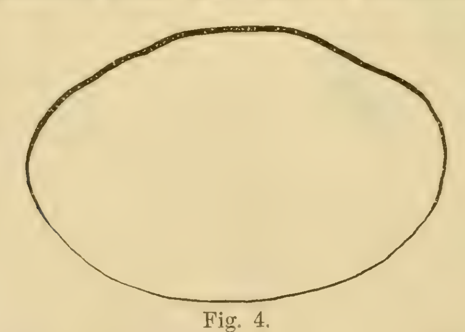


Fig. 4.

2. Ausser der Zentrifugalkraft wirkt natürlich immer noch die Schwerkraft auf die Objekte ein. Sie wirkt senkrecht auf die Zentrifugalkraft. Es kommt also eine schräge Resultante zustande, welche von zentral oben nach peripher unten gerichtet

ist. Eigentlich müssten die Eier inbezug auf diese Resultante orientiert werden. Dieselbe wechselt mit der Zahl der Umdrehungen. Man müsste der Platte eine schräge Stellung geben. Dieser Umstand wirkt sowohl auf die gegenseitige Lagerung der verschieden schweren Substanzen innerhalb des Eies ein, wie auch, besonders bei umgekehrter Anordnung auf die Lage des ganzen Eies. Hier liegt der Schwerpunkt weit von der Unterlage, bezw. Anheftungsstelle entfernt. Ich habe das hier gesagte bisher praktisch nicht berücksichtigt, sondern bei senkrecht stehender Platte gearbeitet.

3. Die bisher schon bekannten Veränderungen, welche die zentrifugierten Eier in ihrer Entwicklung zeigen, beruhen zum grossen Teil auf einem veränderten Lageverhältnis der verschieden schweren Substanzen. Neben diesem Endresultat müssen aber noch die Schädigungen bedacht werden, welche das Eiplasma durch den Vorgang der Umlagerung erleidet. Alle diese Umstände zeigen die ungemein grosse Kompliziertheit der Erscheinungen, welche durch das Zentrifugieren hervorgerufen werden.

Ich gebe nun in kurzer Darstellung eine Übersicht über die hauptsächlichsten bisher erhaltenen Resultate:

Es ergab sich zunächst, dass die Eier auch nach achtstündigem Zentrifugieren (Länge des Radius bis zu 40 cm, Umdrehungszahl 300 in der Minute) sich noch mit Erfolg befruchten liessen und sich entwickelten.

Bei normaler Anordnung lieferten die Objekte bisher in einer einzigen Versuchsreihe Embryonen mit Spina bifida, in allen andern normale Embryonen. Jedoch sind immer nur wenige Eier in normaler Richtung zentrifugiert worden, die meisten in umgekehrter. Möglicherweise werden wir, um bei normaler Orientierung Spina bifida sicher zu erhalten, eine höhere Umdrehungsgeschwindigkeit anwenden müssen. Einen gewissen Ersatz für das hier fehlende Material liefern die Beobachtungen an befruchteten, aber noch ungefurcht zentrifugierten Eiern, welche sich ja dann stets in normaler Lagerung befinden. Diese haben, wie schon oben bemerkt, in Übereinstimmung mit den früheren Versuchen von O. Hertwig stets Spina-bifida-Bildung gezeitigt.

Für die in umgekehrter Lage zentrifugierten Eier ist hervorzuheben, dass auch sie, auf der Glasplatte nach der Be-

fruchtung in Wasser übertragen, ihre Lage, mit nach oben gerichtetem weissen Felde, ausser geringen Verschiebungen, unverändert beibehalten. Äusserlich findet sich sehr oft eine graue Sichel, welche von dem etwas schattiger gewordenen weissen Felde durch einen dunklen Streif getrennt ist; zuweilen sind andere Figuren, zuweilen wenig charakteristische Veränderungen vorhanden. Auf den Schnitten zeigen sich interessante Verlagerungen des schwarzen und weissen Dotters, wie sie ähnlich früher Born unter anderen Bedingungen gesehen hat, deren Einzelheiten aber erst später mitgeteilt werden sollen.

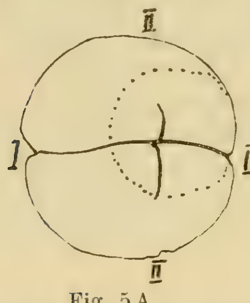


Fig. 5 A.
Ein unbefruchtet zentrifugiertes Ei von der Seite des weissen Feldes gesehen.
I—I = erste Furche,
II—II = zweite Furche.
Die gestrichelte Linie gibt die Lage des weissen Feldes an.

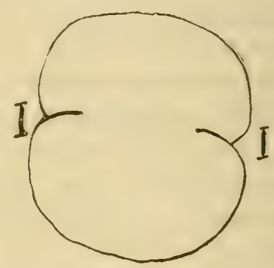


Fig. 5 B.
Dasselbe Ei wie A, die gleichzeitige Beschaffenheit der schwarzen Seite zeigend.
I—I = erste Furche.

Die erste Furche beginnt auf dem weissen Pol, ebenso die zweite. Wenn diese schon vorhanden ist, hat die erste auf der schwarzen Seite noch nicht völlig durchgeschnitten. Dieselbe Tatsache zeigt sich später darin, dass bei weiterem Verlauf der Furchung, die weisse Hälfte fein gefurcht, die schwarze grob gefurcht ist. Hier kommen je nach der Zahl der Umdrehungen usw. alle möglichen Abstufungen vor. Zu Beginn der Furchung zeigt sich der Faltenkranz besonders gut ausgeprägt.

Dem Furchungsverlauf, also einem organbildenden Mittel gerade entgegengesetzt, verhält sich nun die Organbildung selbst. Die Gastrulation findet unverändert auf der weissen Eiseite statt. Da die Eier in vielen Fällen ihre Lage mit dem weissen Pol nach oben ganz unverändert beibehalten, so lässt sich die

Gastrulation sehr bequem von Anfang bis zu Ende verfolgen. Der vom normalen bedeutend abweichende Verlauf soll erst später eingehend geschildert werden. Nur sei noch bemerkt, dass sich gleichzeitig eine breite, seichte Rinne ausbildet, welche in ihrer Länge wechselt, aber allmählich zunimmt und in den meisten Fällen am Ende der Gastrulation mindestens das halbe Ei umgreift. Diese Rinne scheidet später den Embryo, d. h. die weisse Eihälfte von der schwarzen, welche in den bisher beobachteten Fällen nicht einen Teil der eigentlichen Embryonalanlage bildete. Der Schluss der Medullarwülste scheint im allgemeinen die Grenze zu sein, bis zu welcher die Entwicklung vor sich geht. Eine mässige Längsstreckung der Neurula wurde stets, in einem Falle sogar eine sehr bedeutende beobachtet. Hier überragte das hintere Ende des Embryo den Rand der schwarzen, nicht in den Embryo aufgenommenen Masse um ein beträchtliches Stück. Dieser Umstand weist erstens darauf hin, dass unter günstigen Bedingungen vielleicht eine noch weiter gehende Entwicklung möglich ist. Zweitens zeigt er ein Verhalten des Embryo zum nicht in den Embryo aufgenommenen Teil des Eies, wie es sich bei den meroblastischen Eiern mit Keimscheibe findet. Dies bestätigt für ein späteres Stadium die von O. Hertwig gemachte Bemerkung, wonach die zentrifugierten Eier von Rana auf dem Furchungsstadium das Bild eines meroblastischen Eies mit Keimscheibe aufweisen.

Figur 6 gibt eine Vorstellung von dem Aussehen unserer Objekte auf dem Stadium der Medullarwülste. Die Embryonen



Fig. 6.

sind naturgemäss bedeutend kleiner als normale. Auf Schnittserien konnte ich bisher noch nicht untersuchen, so dass ich

insbesondere das Verhalten des Darmes noch offen lassen muss. Die zahlreichen Schlüsse, welche aus den Beobachtungen auf die Organbildung und die Lokalisation der Anlagen im Einzelnen sich ziehen lassen, müssen später folgen, da sie nur bei gleichzeitiger ausführlicher Berücksichtigung der Literatur darstellbar sind. Jedoch lautet das allgemeine Resultat der Versuche, dass durch das Zentrifugieren die Lokalisation der spezifischen gestaltbildenden Herde keine Verschiebung oder gar Umkehrung erleidet. Wo die Grenzen zwischen dem, was durch Zentrifugieren abänderlich ist, und dem unabänderlichen liegen, kann erst durch eingehende Untersuchung der Schnittserien und durch weitere Experimente entschieden werden.

Aus dem anatomisch-biologischen Institut zu Berlin.

Weitere Versuche über den Einfluss der Zentrifugalkraft auf die Entwicklung tierischer Eier.

Von

Oscar Hertwig, Berlin.

Hierzu Tafel XXX und 2 Textfiguren.

Seit meiner 1899 erschienenen Schrift[1]) „Über einige durch Zentrifugalkraft in der Entwicklung des Froscheies hervorgerufene Veränderungen", ist das gleiche Thema seither nur durch Morgan[2]) wieder zum Gegenstand spezieller Untersuchungen gemacht worden. Da nun das von mir zum erstenmal planmässig in Angriff genommene Gebiet noch mancherlei Ausbeute zu versprechen schien und sich mir noch manche Fragen aufdrängten, an deren Beantwortung ich damals aus Mangel an Zeit nicht gehen konnte, beschloss ich, dem Gegenstand selbst wieder mit verbesserten Hülfsmitteln näher zu treten.

Bei dem Apparat, den ich zu meinen ersten Versuchen benutzt hatte und den ich in diesem Archiv Bd. LIII, Seite 417, näher beschrieben habe, hatte ich es noch als einen Übelstand empfunden, dass die Zentrifuge bei höheren Umdrehungsgeschwindigkeiten nicht ruhig genug ging. Als Triebkraft hatte ich eine kleine Dynamomaschine von Schuckert benutzt, deren Bewegung durch eine Seidenschnur auf die Zentrifuge übertragen wurde. Hierbei liessen sich geringe Erschütterungen derselben bei höheren Geschwindigkeiten nicht vermeiden. Ich liess mir

[1]) Oscar Hertwig: Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte. 1) Über einige durch Zentrifugalkraft in der Entwicklung des Froscheies hervorgerufene Veränderungen. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 53. 1899. Ein vorläufiger Bericht ist schon 1897 erschienen in den Sitzungsber. der kgl. preuss. Akad. d. Wissensch. in Berlin, math.-phys. Klasse, 1897. Über einige am befruchteten Froschei durch Zentrifugalkraft hervorgerufene Mechanomorphosen.

[2]) Morgan, T. H.: The relation between normal and abnormal development of the embryo of the frog as determined by injury of the yolk portion of the egg. Arch. f. Entwicklungsgesch. Bd. XV. 1902. Ebenso auch in Bryn Mawr College Monographs. Vol I, Nr. 2. 1902.

daher im Wintersemester 1902/03 durch die Firma Leppin & Masche in Berlin den verbesserten elektrisch betriebenen Zentrifugier-Apparat herrichten, welcher an die Leitung des Instituts angeschlossen werden kann.

Wie die Textfiguren 1 und 2 zeigen, besteht der Apparat aus einem gusseisernen Gestell mit zwei Böcken, welches auf einem kräftigen Tisch mit Schrauben befestigt wird und einen Motor trägt, welcher in den Lagern drehbar ist, um ihn in jeder Lage, vor allem horizontal und vertikal. verwenden zu können. „Die Feststellung erfolgt durch eine Kurbelschraube. Die Wicklung des Motors ist für direkten Anschluss an eine Starkstromleitung

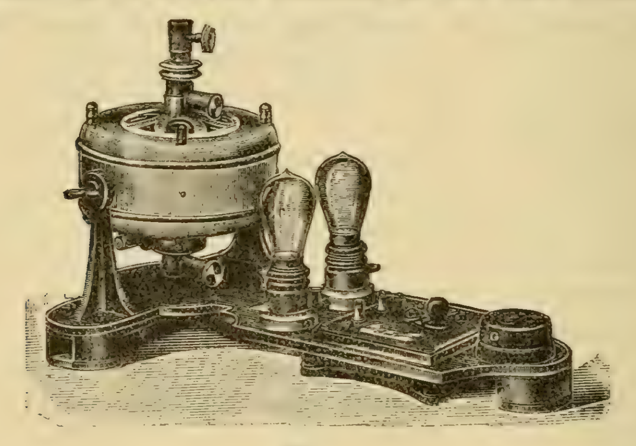


Fig. 1.

bemessen; am vorderen Teil des Eisengestelles ist eine Anschlussdose angebracht. Um die Umdrehungszahl in möglichst weiten Grenzen regulieren zu können, ist die Maschine mit einem Anlass- und Regulierwiderstand, welcher auch als Ausschalter dient, versehen. Ferner besitzt sie zwei Fassungen zum Einschrauben von Sicherungen oder Glühlampen von verschiedener Kerzenstärke als Vorschaltwiderstand.“

„Diese Anordnung ermöglicht es, dem Motor jede für einen Versuch erforderliche Umdrehungszahl zu geben und sie während des Arbeitens in der einfachsten Weise verringern oder steigern zu können.“ Auf die Möglichkeit genauer und leichter Regulierung der Geschwindigkeit musste ich ein besonderes Gewicht legen, wenn für die beabsichtigten biologischen Experimente der Apparat verwendbar sein sollte. In dieser Beziehung hat er

sich bei den folgenden Untersuchungen auch in jeder Beziehung bewährt, und ich kann der Firma Leppin & Masche bestätigen, dass die Regulierung durch den Widerstand und durch das Ein- und Ausschalten der Glühlampen so vollkommen ist, dass man die Maschine absolut in der Gewalt hat.

Auf die Achse des Motors, welche eine vertikale Stellung erhält, lässt sich nun mittels eines Konusses die von mir in meinen ersten Versuchen benutzte Einrichtung zum zentrifugieren der Eier bequem befestigen. Die Einrichtung besteht aus vier kreuzweise angeordneten Armen aus Schmiedeeisen, an welchen in bestimmten Abständen je drei Blechhülsen befestigt sind, um gut verschliessbare Glasgefässe aufzunehmen

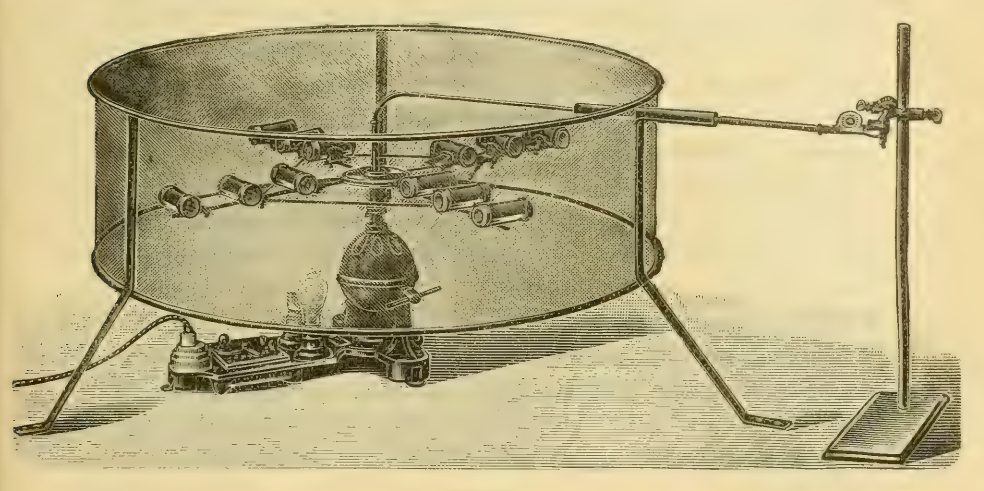


Fig. 2.

Um exakte Versuche ausführen zu können, war es von Wichtigkeit, die Zahl der Umdrehungen in der Minute genau zählen zu können. Zu dem Zwecke ist der Konus, welcher zum Aufsetzen des Zentrifugierapparates auf die Achse des Elektromotors dient, nach oben hin verlängert und mit einem Gewinde versehen, auf welches sich eine biegsame Welle aufschrauben lässt, an deren anderem Ende sich ein Tourenzähler befindet.

Wegen der Gefahren, die entstehen könnten, wenn bei höheren Geschwindigkeiten der Zentrifuge ein Glas aus der für sie bestimmten Hülse herausgeschleudert werden sollte, war es noch erforderlich, den ganzen Apparat mit einer Schutzvorrichtung zu

umgeben, die aus einem kräftigen, feinmaschigen Drahtgeflecht bestand und so eingerichtet wurde, dass sie ein bequemes Hantieren an den Widerständen und das Ablesen der Geschwindigkeit am Tourenzähler gestattete.

Wenn schon entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am lebenden Objekt erfordern, dass der Beobachter über eine entsprechende ungestörte Arbeitszeit verfügt, so ist dies noch viel mehr bei experimentell-entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten der Fall. Denn der Erfolg des Experiments tritt in der Regel erst längere Zeit nach Beginn desselben ein und wenn der richtige Moment der Beobachtung verabsäumt wird, kann die vorangegangene Arbeit entweder ganz umsonst getan sein oder es wird zum mindestens der Versuch ein lückenhafter und ungenauer. Da in dieser Hinsicht experimentell-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen für mich mit manchen Schwierigkeiten und bei der weiten Entfernung zwischen Institut und Wohnung mit grossen Unbequemlichkeiten verbunden sind, schien es mir wünschenswert, noch einen Mitarbeiter heranzuziehen, und so veranlasste ich Herrn Dr. Wetzel, welcher auf meinen Rat in früheren Jahren schon mehrfach erfolgreich auf dem Gebiete der Entwicklungsphysiologie gearbeitet hat, die geplante Reihe von Zentrifugierversuchen mit mir gemeinsam vorzunehmen. Es wurde verabredet, mit dem Froschei zu beginnen und da ich früher nur das Ei einige Zeit nach der Befruchtung dem Einfluss der Zentrifugalkraft unterworfen hatte, diesmal den Einfluss auf das unbefruchtete Ei in erster Linie zu untersuchen.

Bald nach Beginn der Versuche zeigte es sich, dass ich infolge vielfacher Abhaltungen mich an den gemeinsamen Beobachtungen nicht in dem Maasse beteiligen konnte, als ich gewünscht hatte. Hauptsächlich wurde ich durch eine Arbeit verhindert, die zu einem festen Termin, da sie für die im Februar erscheinende Festschrift für Häckel bestimmt war, fertiggestellt werden musste. Das Thema betraf gleichfalls eine am Froschei zu lösende entwicklungsphysiologische Frage.

Durch die sich aus dieser Sachlage ergebenden Störungen bestimmt, veranlasste ich Herrn Dr. Wetzel wegen meiner Behinderung vorläufig allein die Zentrifugierversuche an Rana arvalis und fusca in der diesjährigen Laichperiode vorzunehmen

und erlaubte ihm die hierbei gewonnenen Resultate für sich getrennt zu veröffentlichen. Es ist dies auch in dem vorausgehenden Artikel dieses Archivheftes geschehen. Ich selbst nahm im Mai das Thema wieder auf, als die Laichzeit von Rana esculenta herannahte und die Pfingstwoche eine Reihe ungestörter Arbeitstage erhoffen liess. Herr Dr. Wetzel konnte sich an diesen Versuchen nicht beteiligen; zur Mitarbeit wieder aufgefordert, wünschte er das Sommersemester zu benutzen, um chemisch-biologische Untersuchungen, für welche ich ihm durch entsprechende Neueinrichtungen im Institut Gelegenheit geboten hatte, zu einem vorläufigen Abschluss zu bringen.

Erste Reihe von Zentrifugierversuchen an den Eiern von Rana esculenta.

Im Jahre 1883 hatte Pflüger[1]) beobachtet, dass die Eier von Rana esculenta, wenn ihnen zur Befruchtung nur sehr wenig Flüssigkeit mit Samen zugefügt wird, an der Drehung innerhalb der Eihülle verhindert, also in Zwangslage gebracht werden können; hierbei stellte er die bedeutungsvolle Tatsache fest, dass Eier, deren weisse Hemisphäre abnormerweise ganz oder halb nach oben gerichtet ist, sich zuweilen zu entwickeln vermögen und dass in diesem Fall das Nervensystem auf der weissen Hemisphäre entstand, indem entweder beide Rückenwülste weiss waren, oder nur die eine Hälfte weiss, die andere braun angelegt wurde. (1883[1]), pag. 315, 316).

Dasselbe Ergebnis wurde darauf auch beim Studium von Bombinator igneus gewonnen (1883[2]), pag. 16). In einer geringen Anzahl der Fälle begann auch bei Eiern, deren weisse Hälfte nach der Befruchtung infolge von Zwangslage zum grössten Teil nach oben gekehrt war, der Furchungsprozess und war dann in der Weise abgeändert, dass jetzt an der oberen weissen Fläche die Zellen erheblich kleiner waren, als an der nach unten gekehrten schwarzen (pag. 30), und dass später das Nervensystem auf der weissen Dotterfläche angelegt wurde. Nach seinen

[1]) E. Pflüger. Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. 31, 1883.

[2]) E. Pflüger. Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo. 2. Abhandl. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. 32, 1883.

Beobachtungen betrachtet es Pflüger als festgestellt (pag. 16), dass sich aus dem Ei normale Organismen entwickeln, wenn die obere Hemisphäre selbst eine grössere weisse als schwarze Abteilung im Momente der Furchung zeigt. Einschränkend fügt er aber hinzu: „Ist die obere Hemisphäre fast ganz weiss, so habe ich zwar auch Embryonen erhalten. Sie waren aber fast stets abnorm und starben. Hier muss ich auch erwähnen, dass ich bei Eiern, welche die weisse Hemisphäre gerade aufwärts kehrten, niemals eine Furchung eintreten sah. Die Zahl der hier inbetracht kommenden Beobachtungen ist nicht ganz unbeträchtlich".

In letzter Zeit hat Moszkowski[1]) (1903) die Pflügerschen Befunde nachgeprüft, allerdings nach einer etwas modifizierten Methode. Er hat die befruchteten Eier von Rana fusca mittels der von mir eingeführten Plattenkompression in Zwangslage gebracht, auf dem Vierzellenstadium umgedreht, sodass der weisse Pol nach oben sah, und sie alsdann bei 1—2 Grad Wassertemperatur weiter gezüchtet (pag. 362) Sie zeigten jetzt vollständig den von Pflüger geschilderten Furchungsmodus: Die weissen Hemisphären waren in viele kleine, die schwarzen in wenige grosse Zellen zerlegt worden. Dagegen verlief die Teilung in normaler Weise, wenn die komprimierten, auf dem Stadium der Vierteilung umgekehrten Eier sich bei 10—20° C. entwickelten. Die dunkle Hemisphäre bestand alsdann aus kleinen, dunklen, die helle aus grossen, hellen Zellen.

In besonders prägnanter Weise beobachtete Moszkowski die „Umkehr des Furchungsmodus" — weisse Zellen klein, braune gross — als er komprimierte Eier schon im Stadium der Zweiteilung umkehrte und bei 10° C. weiter züchtete. Später erhielt er aus diesen Versuchen Embryonen mit hellem Medullarrohr, wie sie bereits auch von Pflüger beschrieben worden sind.

Wenn bei Eiern, die sich in Zwangslage befinden und die Umkehr des Furchungsmodus zeigen, die Kompression aufgehoben wird, so können sie auch bei reichlichem Wasserzusatz nicht mehr in die normale Lage, in welcher der schwarze Pol nach oben sieht, zurückkehren.

[1]) Max Moszkowski: Zur Analysis der Schwerkraftswirkung auf die Entwicklung des Froscheies. Archiv für mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgesch. Bd. 61, 1903.

Moszkowski erklärt die oben kurz zusammengestellten Erscheinungen im Anschluss an die früher von Born ausgeführten Untersuchungen aus einer Umlagerung des Dottermaterials, die infolge der Umkehr des in Zwangslage gehaltenen Eies erfolgt ist (pag. 364). „In dem auf dem Zweizellenstadium gedrehten und bei zwei Grad gezüchteten Ei ist der weisse Dotter in jeder Zelle längs der äusseren Wand abgesunken, der braune längs der Scheidewand der beiden Zellen aufgestiegen" (pag 365). Nur die Pigmentrinde bleibt von dieser Umlagerung unberührt. „So sind die jetzt unten befindlichen, weissen Zellen", wie Moszkowski bemerkt, „von einer dicken, braunen Pigmentrinde bedeckt, während die oberen, bis auf die weisse periphere Platte, ganz aus braunem Bildungsdotter bestehenden Zellen keine Pigmentrinde besitzen. Es wird also bei makroskopischer Betrachtung der Anschein hervorgerufen, als ob oben weisse Zellen lägen und unten braune. In Wahrheit liegen aber, wie beim normalen Verhalten, oben braune Zellen, die nur durch die beschriebene, weisse Schicht verdeckt sind, und unten weisse, die aber durch die dicke, braune Pigmentrinde verborgen werden. Die Umkehr des Furchungsmodus, wie ihn Pflüger beschreibt und auf die sich O. Schultze verschiedentlich ausdrücklich beruft, ist also nur eine scheinbare. Auch hier, wie bei normaler Furchung befindet sich im grossen und ganzen da, wo die kleinsten Zellen sind, der braune Bildungsdotter und da, wo die grossen Zellen sind, der weisse Nahrungsdotter.

In einer viel sichereren und vollkommneren Weise als es bei der von Pflüger und Moszkowski angewandten Methode möglich ist, lässt sich die „Umkehr des Furchungsprozesses" bei geeigneter Verwendung der Zentrifugalkraft erzielen. Schon Wetzel hat bei seinen Zentrifugierversuchen an Eiern von Rana fusca einige hierauf bezügliche Beobachtungen mitgeteilt. Ein reiches und sehr gleichmässig entwickeltes Material von Eiern, welche die Umkehr des Furchungsprozesses auf den verschiedensten jüngeren und älteren Stadien zeigten, erhielt ich von Rana esculenta. Die Eier wurden nach ihrer Konservierung in dünner Chromsäure und nach Entfernung ihrer Gallerthüllen sowohl von der Oberfläche bei heller künstlicher Beleuchtung untersucht und zumteil mit dem neuen Zeichenapparat der Firma Zeiss gezeichnet, als auch in Schnittserien zerlegt.

Das Untersuchungsmaterial wurde gewonnen, indem von einem frischgefangenen Weibchen 8—10 Uteruseier auf einem Objektträger einzeln mit ihrer Gallerte aufgeklebt und dabei möglichst genau so aufgesetzt wurden, dass die pigmentierte Hälfte der Kugel nach der Glasfläche, die vegetative Hälfte nach oben gerichtet war. In dieser Weise wurden acht Objektträger mit Eiern beschickt und dann in acht entsprechend grosse Zylindergläser gebracht, die mit gut passenden Korken dicht verschlossen wurden. Da die Eier trocken, ohne Zusatz einer Spur von Wasser aufgeklebt wurden, war es nötig, um ein Eintrocknen während des mehrere Stunden dauernden Zentrifugierversuches zu vermeiden, den Glaszylinder in eine kleine feuchte Kammer umzuwandeln. Zu dem Zwecke wurde die nach aussen gewandte Hälfte des Glases an ihrer inneren Fläche mit einem Streifen feuchten Fliesspapiers belegt. Die acht Gläser wurden in die zu ihrer Aufnahme bestimmten Messinghülsen des Zentrifugier-Apparates eingeschoben und so orientiert, dass die Objektträger möglichst genau vertikal gestellt und die animalen Pole der Eier nach aussen gerichtet waren.

In den einzelnen Versuchen schwankte die Umdrehungsgeschwindigkeit zwischen 240 bis 280 Umdrehungen in der Minute. Gewöhnlich wurde mit einer Anfangsgeschwindigkeit von 240 begonnen und einige Zeit vor Beendigung der Versuche auf 260 bis 280 Umdrehungen erhöht. In einigen Fällen wurden die Eier nur eine Stunde, in anderen drei Stunden der Einwirkung der Zentrifugalkraft ausgesetzt.

Hierauf wurden die Objektträger von dem Apparat genommen; die Eier hatten in der Versuchszeit die ihnen ursprünglich gegebene Lage nicht verändert, denn nach wie vor war ihre pigmentierte Hälfte nach der Glasfläche, die vegetative von ihr abgekehrt. Da nun letztere aus schwererer, erstere aus leichterer Substanz besteht, hätte man erwarten können, dass eine Drehung des Eies im ganzen hätte erfolgen und den vegetativen, schwereren Pol nach aussen einstellen müssen. Das ist nicht geschehen und erklärt sich aus der Zwangslage, in der sich die Eier befinden. Beim unbefruchteten Ei ist die Dotterhaut so fest ihrer Rindenschicht angepresst, und die Dotterhaut ist wieder durch die gallertige Umhüllung so fest an der Glasplatte befestigt, dass auch die Zentrifugalkraft eine Umdrehung des Eies im ganzen

nicht hat bewirken können, wie es von Seiten der Schwerkraft ja schon länger bekannt ist.

Gleichwohl hat das Ei in anderer Weise erhebliche Veränderungen erfahren. Es ist sehr stark abgeplattet und aus der normalen kugeligen in eine linsenartige Form umgewandelt worden. Die pigmentierte Oberfläche ist stark abgeplattet, dem Objektträger angedrückt und dadurch von der konvex vorspringenden vegetativen Hälfte unterschieden. Nach der Befruchtung und dem hierbei gleichzeitig erfolgten Wasserzusatz gleichen sich alle diese Veränderungen allmählich mehr aus. Doch bleibt auch auf späteren Entwicklungsstadien, wenn schon eine Teilung in mehrere Zellen erfolgt ist, die Eiaxe, als welche ich die Verbindung der Mittelpunkte von der nach oben und unten gerichteten Oberfläche des zentrifugierten Eies verstehe, erheblich kürzer als der Querdurchmesser. Man vergleiche in dieser Beziehung die Durchschnitte von mehreren zentrifugierten Eiern (Taf. XXX, Fig. 15—18, 21) mit den Durchschnitten von normal entwickelten (Fig. 19 und 20). Noch wichtiger für den weiteren Verlauf der Entwicklung des zentrifugierten und des befruchteten Eies sind Umlagerungen, welche infolge des Zentrifugierens zwischen den schwereren und leichteren Bestandteilen des weichen Eiinhalts herbeigeführt worden sind. Bei Betrachtung von aussen zwar nicht erkennbar, lassen sie sich durch die Schnittuntersuchung nachweisen.

Gleich nach der Entnahme aus der Zentrifuge wurden die Eier in der Lage, welche sie auf dem Objektträger einnehmen, mit frisch bereiteter Samenflüssigkeit übergossen. Nachdem diese 15 Minuten eingewirkt hatte, wurden die Objektträger in eine Glasschale mit Wasser übertragen. Eine zeitlang zeigen die Eier noch genau die Lage, welche ihnen beim Aufkleben auf die Glasplatte gegeben wurde, also die helle Fläche nach oben gekehrt, Zum Teil behalten sie dieselbe auch später bei, wenn schon die ersten Teilungen erfolgt sind, zumteil aber beginnen sie sich infolge der Befruchtung nachträglich ein wenig zu drehen, sodass nicht mehr die ganze nach oben gerichtete Fläche weiss aussieht, sondern an einem Abschnitt des Randes eine pigmentierte, sichelförmige Figur entsteht (Fig. 5, 7, 10, 12). Niemals aber kommt es zu einer vollständigen Umkehr, wie bei normal entwickelten Eiern. Bei diesen ist es ja das zuerst wahrnehmbare sichere Zeichen

der gelungenen Befruchtung, dass sie innerhalb der Dotterhaut infolge des Auftretens eines perivitellinen Spaltes beweglich geworden sind und sich in kürzester Zeit umkehren, wenn der schwerere vegetative Pol vom Beobachter nach oben gebracht wird.

Wie die mikroskopische Untersuchung des Eiinhalts an Durchschnitten, lehrt auch dieser Umstand, dass infolge des Zentrifugierens die ursprünglich schwerere Eihälfte jetzt die leichtere geworden ist, dass also während des Zentrifugierens sich ein Austausch zwischen schweren und leichteren Bestandteilen der beiden Kugelhälften vollzogen haben muss.

Infolge des Eingriffs und der dadurch herbeigeführten Veränderungen hat die Befruchtungsfähigkeit der Eier in keiner Weise gelitten. Denn wenn gute Samenflüssigkeit in reichlicher Menge hinzugefügt wurde, so trat bei allen Eiern ohne Ausnahme die Befruchtung und weitere Entwicklung ein, während bei Eiern, die nach der Pflüger'schen Methode in Zwangslage gehalten wurden, es nur ausnahmsweise der Fall war. Wie schon Pflüger richtig vermutete, beruht das Ausbleiben der Befruchtung darauf, dass die Samenfäden nicht durch die Gallerthülle hindurchdringen können, wenn sie nicht genügend gequollen ist. Als ich des Versuchs wegen auf einigen Objektträgern die zentrifugierten Eier einzeln mit einem sehr kleinen Tropfen von Samenflüssigkeit versah und einige Stunden in der feuchten Kammer in Zwangslage hielt, blieben sie mit wenigen Ausnahmen auch unbefruchtet, während sich auf anderen Objektträgern desselben Versuchs die Eier bei reichlichem Zusatz von Samenflüssigkeit gut entwickelten.

Die erste Furche begann sowohl bei den zentrifugierten Eiern, als auch bei den nicht zentrifugierten Kontrolleiern etwa drei Stunden nach der Befruchtung aufzutreten, bei ersteren an dem ursprünglich vegetativen, bei letzteren an dem animalen Pol, also in beiden Fällen an der nach oben gekehrten Eihälfte. Im ersten Falle entsteht die erste Furche fast stets nahe am Rande der hellen Fläche und zwar, wenn das Pigment infolge der oben besprochenen Drehung als schmale Sichel am Rande zum Vorschein gekommen ist, von dieser Stelle aus und vergrössert sich nach der Mitte des hellen Bezirks. Einmal sah ich die Furche auch genau in seiner Mitte auftauchen und konnte bei guter Beleuchtung mit hellem Licht auch den Strahlenkranz in seiner Umgebung

unterscheiden. Einen Durchschnitt, der senkrecht durch die Furche des in Zweiteilung begriffenen Eies geführt ist, zeigt Figur 15.

Auf allen Durchschnittsbildern der Taf. XXX sind die Eier, mögen sie zentrifugiert oder normal entwickelt sein, in gleicher Weise so orientiert, dass die pigmentierte Fläche nach oben sieht. Bei dieser Anordnung springt der Unterschied zwischen beiden schärfer in das Auge. Die natürliche Lage der zentrifugierten Eier ist daher die umgekehrte, als wie die Figuren zeigen. In Figur 15 schneidet die Furche an der weissen Hemisphäre nur wenig ein, genau vis-à-vis von der pigmentierten Fläche.

Sehr instruktive Bilder liefert das Stadium der Achtteilung. Wie unter normalen Verhältnissen in der Umgebung des pigmentierten Pols vier kleinere Zellen gebildet werden, die als ein Kranz den erheblich grösseren hellen Zellen aufliegen, so werden solche jetzt auch am hellen Pole entwickelt. Hier sind sie häufig sogar noch kleiner als bei normalem Verlauf. Ich möchte dies dadurch erklären, dass unter dem Einfluss der Zentrifugalkraft die leichtere Bildungssubstanz noch mehr an dem hellen Pol zusammengedrängt worden ist, als bei normalen Eiern an dem pigmentierten Pol. Auf dem Durchschnitt durch ein achtgeteiltes Ei in Figur 18 ist die sehr geringe Grösse der kleinen Zellen besonders auffallend.

Das Stadium der Achtteilung ist zugleich auch am meisten geeignet, um zu beurteilen, ob die Umkehr des Furchungsprozesses mehr oder weniger vollständig gelungen ist. Bei vollem Erfolg sind alle vier nach oben gelegenen Zellen gleichmässig weiss; ist dagegen das Ei von vornherein beim Aufsetzen auf den Objektträger nicht genau orientiert gewesen oder ist noch nachträglich infolge der Befruchtung eine geringe Drehung des Eies eingetreten, so dass die pigmentierte Eirinde mehr seitlich zu liegen kommt (Fig. 18) und mit ihrem oberen Rand bei der Ansicht von oben als sichelförmige Figur wahrgenommen wird, so sind von dem Kranz der vier oberen Zellen nur drei, oder zwei, oder nur eine rein weiss, die anderen dagegen teilweise oder ganz mit braunem Pigment ausgestattet.

Flächenbilder von derartigen achtgeteilten, zentrifugierten Eiern geben die Figuren 1—4 und 9. Figur 1 zeigt uns bei seitlicher Ansicht, wie den vier grossen pigmentierten, nach

unten gelegenen Zellen vier kleinere weisse Zellen aufliegen. Dieselben sind in Figur 2 von oben gesehen: die zwei kleineren von ihnen sind am Rand etwas pigmentiert. Figur 3 ist die obere Ansicht eines zweiten Eies, bei welchem die vier weissen Zellen noch etwas kleiner sind als in Figur 1. Figur 4 gibt die dazu gehörige Ansicht vom pigmentierten Pol. Figur 9 ist ein Beispiel für das am häufigsten beobachtete Verhältnis, dass von den nach oben gelegenen, vier kleineren Zellen nur zwei rein weiss sind. Zugleich sind sie auch hier etwas kleiner als die pigmentierten.

Im weiteren Verlauf des Furchungsprozesses steigert sich der Gegensatz, ebenso wie es auch normalerweise der Fall ist, zwischen der pigmentierten und der unpigmentierten Hälfte des Eies, indem in der einen die Zellen sich viel rascher furchen als in der andern. Nur wird jetzt infolge der Zentrifugierung bei umgekehrter Lage des Eies die helle Eihälfte kleinzellig und die pigmentierte grosszellig.

Sehr instruktiv ist in dieser Beziehung das in den Figuren 5 und 6 abgebildete Ei. Während an der nach unten gekehrten Hälfte (Fig. 6) nur vier grosse pigmentierte Zellen zu sehen sind, ist die obere Hemisphäre durch Furchen in eine grössere Anzahl kleiner Felder eingeteilt. Das in Fig. 7 und 8 abgebildete, nur wenig weiter entwickelte Ei zeigt einen ähnlichen Gegensatz zwischen der oberen (Fig. 7) und der unteren Hemisphäre (Fig. 8). Dass in diesem Falle eine geringe Drehung infolge der Befruchtung eingetreten ist, lässt sich daran erkennen, dass in einem Randbezirk der oberen Hemisphäre (Fig. 7) sich ein paar pigmentierte, kleine Zellen vorfinden. Einen Durchschnitt durch ein entsprechendes Ei, bei welchem ebenfalls eine geringe Drehung nachträglich erfolgt ist, stellt Fig. 14 dar. Die pigmentierte Rindenschicht des Eies nimmt hier mehr eine rein laterale Stellung ein. Von den im Durchschnitt getroffenen vier nach oben gekehrten Zellen sind drei rein weiss und nur eine am Rand gelegene pigmentiert. Durch ihre auffallend geringe Grösse stehen sie in einem starken Kontrast zu den zwei grossen unteren Zellen.

Eier, die sich noch ein und eine halbe Stunde weiter entwickelt haben, befinden sich auf dem Stadium der grosszelligen Morula. Zwei Exemplare aus der Versuchsserie C^3 sind in den

Figuren 10—13 in der Ansicht vom oberen und unteren Pol dargestellt. Die weisse Hemisphäre ist kleinzellig (Fig. 10 und 12), die pigmentierte aus wenigen grossen Zellen zusammengesetzt (Fig. 9 und 13). An den Durchschnitten durch dieses Stadium (Fig. 16, 17, 21) ist zu beachten, wie auch zu dieser Zeit der dorso-ventrale Durchmesser oder die Eiachse (man beachte die Definition dieser Bezeichnung auf Seite 651) infolge der Zentrifugierung nicht unerheblich kleiner als der Querdurchmesser ist. Die Umkehr des Furchungsbildes ist in den zwei in Serienschnitte zerlegten Eiern so gut wie vollständig erreicht worden. Denn die kleinen Zellen der oberen Hemisphäre bestehen fast ausnahmslos aus weissem Dotter. Die pigmentierte Rindenschicht überzieht dementsprechend nur die grossen Zellen der entgegengesetzten Eihälfte. Zwischen grossen und kleinen Zellen beginnt sich die Furchungshöhle deutlicher auszubilden und gehört der unpigmentierten Eihälfte an.

Lehrreich ist ein Vergleich zwischen den zentrifugierten und normal entwickelten Eiern des eben beschriebenen Entwicklungsstadiums. Daher wurden auch einige normale Kontrolleier in Schnittserien zerlegt und in den Figuren 19 und 20, einem etwas älteren und einem jüngeren Stadium, abgebildet. Der Vergleich gewährt erstens einen Einblick in das Maass der Abplattung, welche die zentrifugierten Eier (Fig. 16, 17, 21) im Verhältnis zur Norm (Fig. 19 und 20) erfahren haben. Zweitens lehrt er, dass in beiden Fällen die Entwicklung, abgesehen von der Umkehr aller Verhältnisse, im grossen und ganzen als eine gleichartige bezeichnet werden muss. Denn der Gegensatz in der Grösse zwischen den vegetativen und animalen Zellen der normalen Eier in den Figuren 19 und 20 ist etwa derselbe wie in den zentrifugierten Eiern der Figuren 16, 17 und 21. Nur sind in diesen die grossen Zellen pigmentiert und nehmen den ursprünglich animalen Pol ein, wo im normalen Präparat (Fig. 19 und 20) die kleinen Zellen liegen; die kleinen Zellen (in den Figuren 16, 17 und 21) sind dagegen pigmentfrei und liegen in der ursprünglich vegetativen Hemisphäre, die normalerweise aus grossen Zellen besteht. Und dementsprechend ist auch die Furchungshöhle im normalen und zentrifugierten Ei verschieden gelagert. Ohne Frage ist durch das Experiment, wenn es ganz gelungen ist, eine vollständige Umkehr im Verlauf des Furchungs-

prozesses an der sogenannten animalen und vegetativen Eihälfte herbeigeführt worden.

Dementsprechend bietet später auch das Keimblasenstadium unterscheidende Merkmale von einer normalen Blastula dar. Denn die Blastulahöhle kommt in die ursprünglich vegetative Hälfte des Eies zu liegen (Fig. 22). Sie ist in der Fig. 22, welche wohl noch am Anfang der Entwicklung zur Blastula steht, auffallend klein. Am Boden der Keimblase sind die Zellen grösser und im Bereich der Oberfläche braun pigmentiert; die Decke ist kleinzelliger, doch ist ein Bruchteil der oberflächlich gelegenen, kleinen Zellen etwas pigmentiert. Es lässt sich hieraus schliessen, dass sich die Blastula aus einem Ei entwickelt hat, bei welchem in der früher erwähnten Weise nach der Befruchtung sich das Ei noch nachträglich etwas gedreht hat.

Fortsetzung folgt.

Erklärung der Figuren auf Tafel XXX.

Fig. 1—4. Eier von Rana esculenta am 29. Mai von 8 Uhr 15 Min. bis 12 Uhr zentrifugiert. 250 Umdrehungen, die in der letzten Stunde auf 280 erhöht wurden. (C^2) Befruchtung 11¼ Uhr.

Fig. 1. Ei in vier grosse pigmentierte und vier kleine helle Zellen zerlegt, von denen zwei am Rand etwas pigmentiert sind. Seitliche Ansicht.

Fig. 2. Ansicht von oben.

Fig. 3 u. 4. Ein gleiches Ei, wie in Fig. 1 u. 2 bei Ansicht von oben (Fig. 3), bei Ansicht von unten (Fig. 4).

Fig. 5—8. Eier von Rana esculenta am 30. Mai von 8 Uhr 15 Min. bis 9 Uhr 15 Min. zentrifugiert. (250 Umdrehungen, die zuletzt bis auf 280 erhöht wurden). (C^3). Befruchtung 9½ Uhr.

Fig. 5 u. 6. Dasselbe Ei, welches um 5 Uhr abgetötet wurde, in der Ansicht von oben und unten gezeichnet.

Fig. 5. Ansicht der unpigmentierten Hälfte.

Fig. 6. Ansicht der pigmentierten Eihälfte.

Fig. 7 u. 8. Ein um 5 Uhr abgetötetes, auf dem Stadium der groben Morula stehendes Ei in der Ansicht von oben und unten gezeichnet.

Fig. 7. Die obere Fläche zeigt meist ganz helle und nur wenige pigmentierte, kleine Zellen.

Fig. 8. Die pigmentierte Eihälfte zeigt sehr grosse, nach dem Rand zu etwas kleinere Zellen.

Fig. 9. Ei von Rana esculenta. Behandlung wie in den Figuren 1—4 (C^2). Das in acht Zellen geteilte Ei zeigt an der nach oben gerichteten Hälfte vier kleinere Zellen, von denen zwei ganz pigmentfrei, zwei pigmentiert und etwas grösser sind.

Fig. 10—13. Zwei Eier von Rana esculenta aus der Versuchsreihe C^3. Morulastadium, um 6¼ Uhr abends konserviert.

Fig. 10. Ansicht des Eies von oben.

Fig. 11. Ansicht von unten.

Fig. 12. Ansicht eines zweiten Eies von oben, Fig. 13 von unten.

Fig. 14. Durchschnitt durch ein Ei von Rana esculenta, das sich auf dem Stadium der in den Figuren 5—8 abgebildeten Eier befand, aus der Versuchsreihe C^3. Ei konserviert um 5 Uhr abends.

Fig. 15. Durchschnitt durch ein Ei von Rana esculenta vom Anfang der Zweiteilung aus der Versuchsreihe C^1. Beginn der Zweiteilung um 3 Uhr 20 Min. am 28. Mai.

Fig. 16 u. 17. Durchschnitt von zwei Eiern von Rana esculenta im Morulastadium aus der Versuchsreihe C^3. Um 6¼ Uhr abends konserviert. Oberflächenbilder dieses Stadiums in den Fig. 10—13.

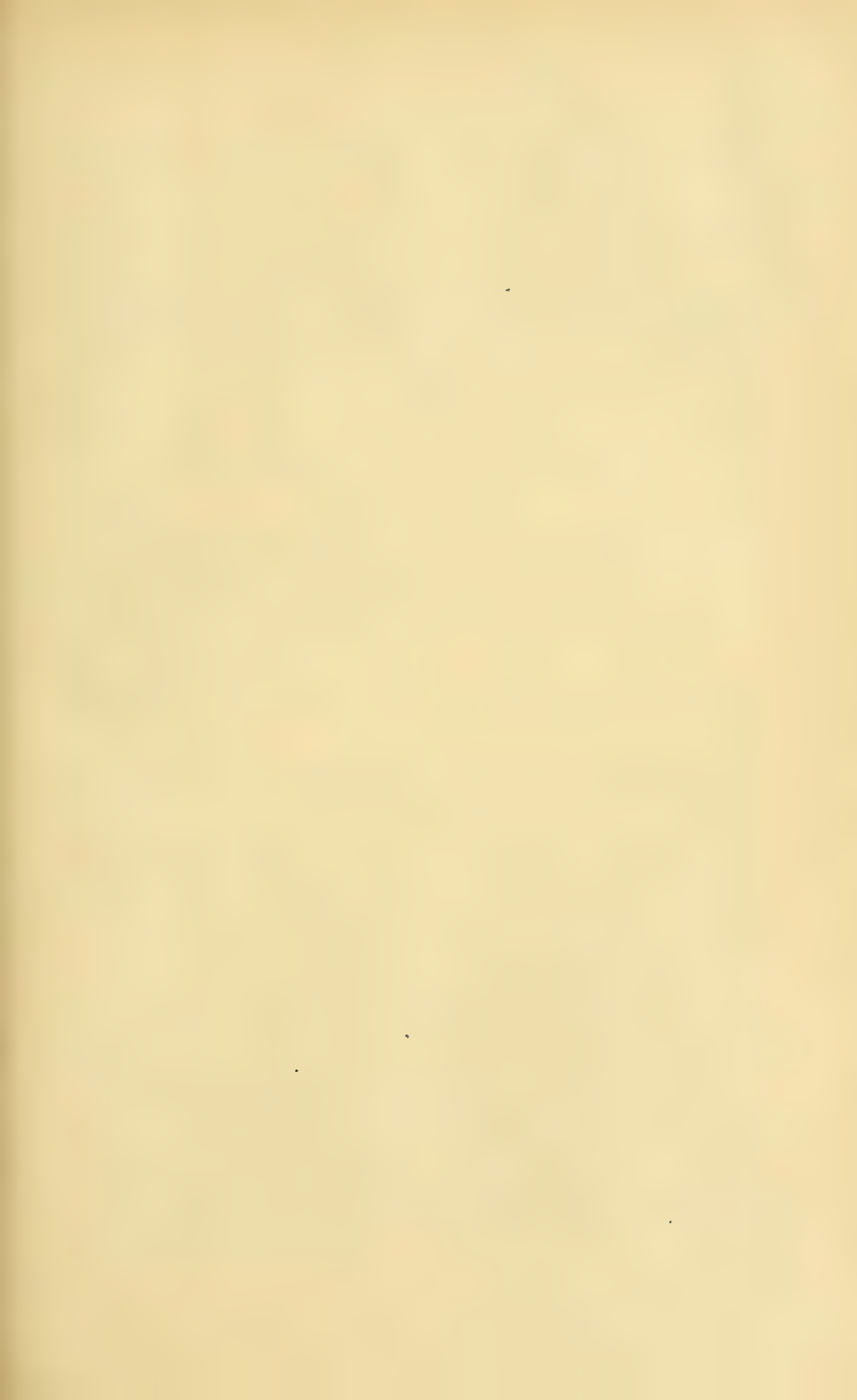
Fig. 18. Durchschnitt durch ein achtgeteiltes Ei von Rana esculenta aus der Versuchsreihe C^2a. Am 29. Mai um 4½ Uhr konserviert.

Fig. 19 u. 20. Durchschnitt durch zwei normal entwickelte Kontrolleier von Rana esculenta auf dem Morulastadium. Fig. 19 etwas weiter entwickelt als Fig. 20.

Fig. 21. Ein zweiter der Medianebene näher liegender Schnitt eines Eies im Morulastadium, von welchem ein mehr seitlich gelegener Schnitt schon in Figur 17 abgebildet ist.

Fig. 22. Durchschnitt durch ein Blastulastadium aus der Versuchsreihe C^1 A. Am 29. Mai 10 Uhr früh konserviert.







Aus der anatomischen Anstalt der Universität Breslau.

Einiges über die Gastrulation der Eidechse.

Sechste Mitteilung zur Entwicklungsgeschichte der Eidechse

von

Karl Peter.

Hierzu Tafel XXXI und XXXII und 2 Textfiguren.

Inhaltsübersicht.

Bei der Durcharbeitung der Entwicklungeschichte der Eidechse im Interesse der im Druck befindlichen Normentafel habe ich auch den frühesten Entwicklungsphasen grosse Aufmerksamkeit geschenkt. So oft nun Keimscheiben von Lacerta im Gastrulationsstadium schon abgebildet wurden, so fehlt doch noch die Darstellung einer vollständigen Entwicklungsreihe. Strahl und Will haben zwar zahlreiche Oberflächenbilder ihren Arbeiten hinzugefügt, aber die von dem ersten Autor gegebenen Figuren finden sich in verschiedenen Abhandlungen zerstreut, und die Abbildungen Wills leiden an mehreren Mängeln; sie sind nicht in richtiger Folge angeordnet, zeigen nicht alle Einzelheiten, welche das Oberflächenbild erkennen lässt, und geben, wie auch die Strahlschen Figuren wenigstens von den uns interessierenden Stadien keine Ansichten von der Dotterseite; auch ist Wills Material nicht lückenlos. Daher erscheint es wohl nicht überflüssig, eine Reihe von Keimscheiben dieses Entwicklungsgrades hier zusammenzustellen.

Die Beschreibung der vollständigen Serien, welche das Oberflächenbild durch die Befunde an den Schnitten kontrollieren sollte, ist wohl nicht nötig, da dies bereits 1884 von Strahl geschehen ist. Indess lohnt es sich der Mühe, einige Vorgänge während der Gastrulation nochmals zu untersuchen. Es mangelt allerdings nicht an Darstellungen dieser Entwicklungsprozesse, doch ergab es sich, zumal nach Schauinslands Ausführungen als notwendig, die Eidechse von neuem in Angriff zu nehmen. Zwar stützt sich dieser Forscher auch auf Befunde, die er bei Lacerta muralis machte, doch gibt er leider keine Abbildungen von dieser Art und auch der knapp gefasste Text erwähnt keine spezielleren Daten über die Gastrulation der Eidechse. Im Anschluss an die Oberflächenbilder seien daher die Entwicklung des Embryonalschildes sowie des Urdarmes und der Chorda einer erneuten Betrachtung unterworfen.

I. Die Gastrulation der Eidechse vom Auftreten des Urmundes bis zur Entstehung der vorderen Amnionfalte nach Flächenbildern.

Die aut Tafel XXXI, Fig. 1—18 wiedergegebenen Bilder sind bei zwanzigfacher Vergrösserung nach Keimscheiben angefertigt, welche in Tellyesniczkys oder Zenkers Flüssigkeit fixiert worden waren und ungefärbt im auffallenden Licht untersucht wurden. Der Embryonalschild mit seinen Details wurde allein berücksichtigt; die Zeichnung der um diesen befindlichen intermediären Zone ist nur in Fig. 1, 11, 17 und 18 ausgeführt.

Als Ausgangspunkt bilde ich nochmals eine Keimscheibe ab, bei welcher die drei konzentrischen Felder — Keimwall, intermediäre Zone und Schild — schon deutlich, wenn auch nicht scharf voneinander abzugrenzen sind. Figur 1 zeigt den zentralen Teil des Blastoderms. Inmitten der wie marmoriert aussehenden Zwischenzone liegt der ovale Embryonalschild. Derselbe ist bis auf sein hinteres schmales Ende völlig homogen, eine gleichmässige undurchsichtige Verdickung des Keimes. Sein Rand ist wie gesagt nicht scharf, sondern verschwimmt nach aussen. Am kaudalen Pol befindet sich eine noch stärkere, daher heller erscheinende Verdickung, die Primitivplatte, deren Lage zum Schild wechseln kann (s. Anat. Anz. Bd. 24, S. 156). Den mittleren Teil dieser Platte nimmt eine flache Delle ein, deren querer Durchmesser ihre Länge übertrifft. Es ist dies die erste Andeutung

des Urmundes, seine vordere und hintere Lippe sind erst durch eine ganz seichte Einsenkung geschieden.

Dagegen ist in Fig. 2 schon eine schärfere Sonderung der Lippen ausgeprägt. Die Delle hat sich zu einem Kanal vertieft, welcher die Richtung nach vorn genommen hat; infolgedessen ist der vordere Rand der Eingangsspalte scharf, während der kaudale flach in den Boden der Höhle übergeht. Auf die hintere Lippe zieht sich der Kanal in einer median gelegenen nach hinten allmählich verstreichenden Rinne aus: die vordere Lippe ist konkav eingebuchtet. Der Embryonalschild zeigt noch keine scharfen Grenzen, ebensowenig irgendwelche Differenzierungen, ausser einem undeutlichen hellen Fleck vor der Urmundspalte, die Ausdehnung der Primitivplatte angebend. Auf der nicht abgebildeten Ventralseite springt der Primitivknoten vor, an dem keine Lücke sichtbar ist. Der Urdarm ist noch ein blindgeschlossener Sack, ist noch nicht durchgebrochen.

Wenn die in Fig. 3a von der Oberseite und in Fig. 3b von unten dargestellte Keimscheibe sich auch beträchtlich von der vorigen unterscheidet, so sind diese Differenzen doch meist nur sekundärer Natur; eine erhebliche Weiterbildung hat, soweit die Oberflächenbilder in Betracht kommen, nicht stattgefunden. Gestalt und Grösse des Schildes sind allerdings abweichend; anstatt der eirunden Form tritt uns hier eine birnförmige Anlage entgegen, die umfänglicher ist als der vorige Schild. Der Urmund ist viel breiter, die vordere Lippe geschwungen, in der Mitte nach hinten vortretend. Die Primitivplatte schimmert deutlich durch; besonders ihr vorderer Teil schiebt sich von der vorderen Lippe als helles spitzes Dreieck in den Schild vor. Die hintere Lippe trägt keine mittlere Rinne; dagegen treten besonders scharf auf der linken Seite einige helle Streifen aus der Primitivplatte heraus, hervorgerufen durch wechselnde Dicke des mittleren Keimblatts und Stränge innerhalb des Hohlraumes des hier gespaltenen Mesoderms.

Alle diese Verschiedenheiten bedingen keine Altersunterschiede; sie können bei völlig gleichweit entwickelten Keimscheiben vorkommen, denn die Grösse und Durchsichtigkeit des Schildes variiert beträchtlich; ebenso ist die Gestalt und Ausdehnung des Urmundes und die Form der vorderen Lippe grossen Veränderungen unterworfen.

Auf der Unterseite springt der Primitivknoten vor; er ist ziemlich langgestreckt, vorn zugespitzt und mit grossen Entodermzellen bedeckt. Eine ventrale Urdarmöffnung lässt sich nicht erkennen, wenn auch die Schnittserie eine solche zeigt (s. S. 679). Den kranialen Teil des Schildes nehmen Haufen von grossen Dotterzellen ein, welche in etwas geringerer Anzahl sich an den Seiten des Schildes nach hinten ziehen, die homogen aussehende Mitte freilassend. Über die an Schnitten durch dieses wichtige Stadium gewonnenen Resultate siehe unten S. 677. Hier sei nur bemerkt, dass die Ausdehnung der hier gezeichneten Primitivplatte mit ihrem Kopffortsatz fast die gleiche ist wie die aus der Schnittserie berechnete Länge (etwa 0,45 mm von der oberen Urdarmöffnung an).

Wichtige Neuerungen treten uns in Fig. 4a und b entgegen. Der Urmund hat zwar noch den Charakter eines breiten Spaltes gewahrt; seine vordere Lippe springt schwach geschwungen gegen die hintere vor, welche eine flache Mittelrinne trägt. Aber von der vorderen Lippe aus hat sich das helle Dreieck zu einem breiten Streifen ausgezogen, welcher sich nach vorn in ein wolkiges, die Keimscheibe halbmondförmig begrenzendes Feld verliert. Bei genauerem Zusehen lässt dieser mittlere Streifen zwei Abschnitte unterscheiden: eine ganz undurchsichtige, sich der vorderen Lippe anschliessende und eine etwas schwächer erkennbare kraniale Partie. Die Fig. 4b erklärt diese Bildungen: das wolkige Aussehen des vorderen Schildabschnitts wird durch Stränge von grossen Entodermzellen hervorgerufen; der undurchsichtige Teil des mittleren Streifens entspricht dem Primitivknoten mit noch geschlossenem Urdarm; weiter nach vorn ist letzterer mehrfach durchgebrochen, seine Decke dünner und daher etwas mehr durchscheinend. Eigentümliche Zellzüge stellen einen unvollkommenen Boden für den Hohlraum dar. Nach vorn wird dieser mittlere Streifen etwas breiter und zugleich undeutlicher, doch lassen sich auch hier noch einige deckende Zellzüge unterscheiden. Der Kopffortsatz des Primitivknotens ist also weit nach vorn gewachsen und die untere Wand des ihn durchsetzenden Urdarmes ist an mehreren Stellen durchbrochen. Da dieser in der Mitte des Schildes verlaufende Streifen durch das die Chorda bildende Material hervorgebracht wird, so möchte ich ihn den Chordastreifen nennen. Der Primitiv-

knoten selbst ist gegen das vorige Stadium erheblich verbreitert, aber noch von rundlicher Gestalt, wie die Ventralansicht zeigt.

Es sind also fast nur auf der Unterseite des Keimes befindliche Differenzierungen, welche die Zeichnung des Schildes hervorrufen; sie schimmern durch das verdickte Ektoderm hindurch, dessen gleichmässig glatte Oberfläche allein durch den Urmund unterbrochen wird. Auch die Veränderung, welche am Oberflächenbild des Schildes im nächsten Stadium sich bemerkbar macht, wird nicht durch Umbildung des äusseren Keimblattes hervorgerufen, sondern beruht auf durchscheinenden Wucherungen. Fig. 5 und 6a sind demselben Muttertier entnommen und zeigen diese Neuerung, individuelle Varianten abgesehen, in der gleichen Weise. Bekannt ist uns schon an den Figuren das „vordere helle Feld", wie Fig. 6b lehrt, wieder ein Produkt von angehäuften Entodermzellen, weiterhin auch der Chordastreifen, der von der vorderen Urmundlippe ausstrahlend allmählich sich verschmälernd dem hellen Feld zustrebt; deutlich lässt Fig. 6a seine beiden Teile erkennen, dem geschlossenen und dem offenen Urdarm entsprechend; auch hier ist die untere Urdarmwand mehrfach durchbrochen. Neu sind dagegen zwei helle Streifen, welche von der vorderen Lippe aus an den Rändern des Schildes nach vorn wachsen, dort spitz zulaufend. Die Zeichnung des Schildes vor dem Urmund gleicht also einem Dreizack mit divergierenden Ästen. Zwischen diesen letzteren und dem vorderen hellen Feld liegen getrennt durch den Chordastreifen die beiden dünnsten, daher dunkel erscheinenden Partien des Schildes. Die Unterseite Fig. 6b lässt die seitlichen Streifen deutlicher hervortreten: sie sind nach vorn ziehende Ausläufer des Primitivknotens. Das mikroskopische Bild lehrt sie als Mesodermanlagen erkennen, die von Entoderm ventral überzogen sind. Wir haben hier also schon Mesodermflügel vor uns.

So wenig wie an diesen eine strenge Symmetrie gewahrt wird (s. Fig. 6b), so wenig sind sie bei den beiden Keimscheiben völlig gleich. Ähnliche geringe Unterschiede machen sich auch am Urmund bemerkbar. Zwar sind die abgelaufenen Prozesse in beiden Fällen die gleichen: an Stelle eines einfachen queren Spaltes finden wir eine gerade Fissur mit zwei von ihren Enden divergent nach hinten verlaufenden Längsrinnen, aber sowohl die Breite des queren Stückes ist verschieden als auch der Ab-

gangswinkel; ja in Fig. 6a ist rechts der Längsschenkel gespalten. Durch diesen Vorgang ist die hintere Urmundslippe schärfer begrenzt worden.

Weit erheblicher als die Unterschiede zwischen Embryonen, welche von einem Eileiter herrühren, sind die zwischen verschiedenen Tieren entstammenden Keimscheiben. Diese Variabilität betrifft alle Teile: Grösse, Form und Durchsichtigkeit des Schildes, hauptsächlich aber die Gestalt des Urmundes. Die Verschiedenheit ist so gross, dass man oft gar nicht glauben möchte, Keime derselben Art vor sich zu sehen; hier befinde ich mich in Übereinstimmung mit Tur, der ausserordentliche Differenzen in der Form des Blastoporus bei Lacerta ocellata beschreibt. Während Fig. 10 sich gut an Fig. 6 anschliesst, bieten Fig. 7 und 9 ganz andere Bilder, und doch ordnet sie der nach der Schnittserie aufgedeckte Entwicklungsgrad an diese Stelle ein. Auch als Missbildungen sind die Embryonen der Fig. 7 und 9 nicht aufzufassen; der mikroskopische Befund ist völlig normal, die Gewebe zeigen gut fixierte Mitosen. Auch spricht das so überaus seltene Vorkommen von Missbildungen bei der Eidechse gegen diesen Einwand.

Beide Keimscheiben (Fig. 7 und 9) besitzen eine gewisse Ähnlichkeit, obwohl sie nicht derselben Eidechse entnommen sind. Sie sind klein, elliptisch geformt und ziemlich scharf begrenzt. Ein vorderes helles Feld ist nicht sichtbar, undeutlich tritt der nach vorn spitzer werdende Chordastreifen hervor, an dem die ventrale Urdarmöffnung sich nicht bemerkbar macht; von Mesodermstreifen ist in Fig. 7 gar nichts, in Fig. 9 wenig zu sehen. Die Keimscheiben zeichnen sich also trotz gleicher Fixierung wie die anderen durch Undurchsichtigkeit aus. Am auffallendsten ist aber die Gestalt des Urmundes, der einen ganz anderen Typus repräsentiert. Bei den meisten Embryonalanlagen, das muss hier vorweggenommen werden, nähern sich die Längsschenkel des Urmundes erst sehr allmählich; von Fig. 10 an stehen sie einander parallel und rücken, wie die Abbildungen 11 bis 16 zeigen, langsam aneinander, das zwischen ihnen eingeschlossene Feld verengend. Fig. 7 bis 9 dagegen lassen einen kurzen queren Eingang in den Urdarm erkennen, gerade oder leicht konkav eingebuchtet; von den Enden desselben (Fig. 7, 8) oder noch im Bereich desselben (Fig. 9) ziehen

scharf eingeschnitten die Längsrinnen kaudalwärts, ein schmales Zwischenfeld einrahmend. Eine weitere Eigentümlichkeit dieser Furchen ist ihr gebogener Verlauf: sie wenden sich zuerst nach der Seite, dann mehr oder weniger weit nach vorn und grenzen so die Embryonalanlage ein Stück weit deutlich ab. In Fig. 8 ist nur die Urmundgegend eines Eies gezeichnet, das mit dem in Fig. 7 wiedergegebenen einer Eidechse entnommen wurde; das Zwischenfeld ist hier etwas breiter, die Längsschenkel kürzer, der rechte zerfällt in zwei Furchen.

Auch hinter dem Blastoporus zeigen die Keimscheiben ein sehr verschiedenes Aussehen; dass die „hintere Lippe" des Urmundes in der Mittellinie eine Furche tragen kann, ist schon erwähnt worden; dass dieselbe auch in späteren Stadien bestehen kann, lehren die Fig. 10 und 12a. Aber auch die Ausdehnung der sichtbaren Verdickung des Keimes hinter dem Blastoporus variiert, wenn man Fig. 7 bis 11 miteinander in Vergleich zieht.

Die folgenden Keimscheiben bewahren wieder ein gleichmässigeres Aussehen, so dass man an ihnen leicht die weitere Entwicklung studieren kann. Im allgemeinen ist zu bemerken, dass sie kleiner sind als die in Fig. 2 bis 6 abgebildeten, und dass ihr Kontur etwas schärfer hervortritt.

In der Fig. 10 finden wir alle Bildungen der Fig. 6 wieder; in der Dorsalansicht erkennt man den Urmund, dessen vordere Lippe geschwungen und dessen Längsschenkel sehr kurz sind; von ihm zieht eine Rinne in der Mittellinie nach hinten, und die dreistrahlige Verdickung der Mesodermflügel und des Chordastreifens nach vorn. Erstere divergieren sehr stark und nehmen keinen grossen Teil des Schildes ein; zwischen ihnen schimmert die ventrale Urdarmöffnung durch Der Chordastreifen verliert sich vorn in dem schwach ausgeprägten vorderen Feld, das auch in der Ventralansicht nicht mehr die Zusammensetzung aus grossen Zellen zeigt. Neu ist in derselben die scharf umrissene Umgrenzung der unteren Urdarmmündung; sie liegt in der Nische zwischen dem Primitivknoten und den Mesodermwülsten; von strangähnlichen Resten der unteren Kanalwand ist nichts mehr erhalten.

Die nächsteintretende Veränderung, dass die Mesodermflügel in den Schild vorwachsen und sich dabei immer näher treten, gibt sich schon in Fig. 11 kund; auch ist hier gut hinter dem Schild die Ausbreitung des ausserembryonalen Mesoderms

zu sehen, hier etwas asymmetrisch nach rechts ausgezogen: diese Bildung geht in den „Gefässhof“ über. Die Chorda ist vorn in Zusammenhang mit dem vorderen hellen Feld. Der Urmund ist etwas gebogen, seine Längsschenkel sind sehr flach und schliessen ein etwas tiefer gelegenes Zwischenfeld ein.

Wieder etwas weiter fortgeschritten sind die in Fig. 12 bis 14 abgebildeten Keimscheiben. Sie stammen von einem Muttertier, sind also einander sehr ähnlich, zeigen gewissermassen denselben Typus, wenn ihr Entwicklungsgrad auch etwas verschieden ist. Gemeinsam ist ihnen das Fehlen des vorderen hellen Feldes; weder die Ober- noch die Unteransicht lässt eine Spur der Entodermverdickung mehr sehen, die von jetzt an nur noch ausnahmsweise in Erscheinung tritt. Dennoch wird die Begrenzung des Schildes jetzt schärfer, und zwar muss dessen Auftreten jetzt durch Verdickung des Ektoderms selbst bedingt sein; dafür sprechen die Helligkeitsunterschiede an den Mesodermflügeln innerhalb und ausserhalb des Schildes, das Undeutlicherwerden der durchscheinenden Gebilde und endlich (in Fig. 14) das Sichtbarwerden eines eigenen Oberflächenreliefs.

In Fig. 12 sieht man schon die Weiterentwicklung der Mesodermflügel: sie sind in den Schild vorgewachsen, treten seitlich aus demselben heraus und sind der Mittellinie näher gerückt. Zwischen ihnen entsteht der Chordastreifen, der ziemlich breit die Mitte der vorderen Schildhälfte einnimmt. Der Urmund stellt sich als quere Spalte mit kurzen etwas divergent gestellten Seitenschenkeln dar. In Fig. 13 sind die Mesodermflügel noch nicht so weit zusammen und in den Schild vorgewachsen, wie bei dem vorigen Embryo; die Chorda schimmert nur ein kurzes Stück durch, doch ist die Gegend des Blastoporus etwas weitergebildet: der quere Schenkel des Urmunds ist kürzer, die längs gestellten sind länger geworden, das Zwischenfeld ist also schmäler und etwas zusammengedrückt. Der rechte Längsschenkel nimmt seinen Ausgang etwas nach innen vom Ende des Querspalts.

Eigentümlich gestaltet ist der Urmund in Fig. 14, bei welcher das von kurzen Längsschenkeln eingefasste Zwischenfeld zwei lange und tiefe Parallellängsfurchen trägt. Die Mesodermstreifen reichen bereits bis ins vordere Drittel des Schildes, die Chorda berührt verbreitert dessen Vorderrand. Neu aber ist ein querer

gebogener Schatten vor der vorderen Urmundslippe, der sich in einen längsgestellten zwischen den Mesodermflügeln befindlichen fortsetzt: es beruht dies auf einer Niveauverschiedenheit innerhalb des oberen Keimblatts selbst, wie das Präparat besser zeigt als es die Zeichnung wiedergeben kann, und ist die erste Andeutung der Medullarrinne. Auf der Ventralseite (Fig. 14b) zeigt sich wieder die untere Urdarmöffnung in der Nische zwischen dem Primitivknoten und den langen Mesodermstreifen, und die Chorda.

War die Keimscheibe bis jetzt rundlich oder nur wenig oval gestaltet, so leitet sich jetzt eine Verschmälerung ein, so dass eine schlankere Form resultiert. Zugleich tritt die Modellierung der Oberfläche deutlich hervor, die durchscheinenden Zeichnungen mehr zurück. In Fig. 15 erkennt man zwar noch die Chorda und die weit nach vorn reichenden Mesodermflügel, aber es hat sich die Medullarrinne viel schärfer ausgeprägt; sie ist zwar noch breit und flach, reicht auch nicht sehr weit nach vorn, stellt sich aber deutlich als Rinne zwischen den seitlichen schon als Medullarwülste zu bezeichnenden Verdickungen dar. Zwischen den langen nahe aneinander gerückten Längsschenkeln des Urmundes quillt das eingepresste Mittelfeld hervor.

In Fig. 16 endlich hat sich die Keimscheibe merklich gestreckt und das Ektoderm derartig verdickt, dass der Schild eine scharfe kraniale Abgrenzung erhalten hat. Die Chorda erscheint nur als undeutlicher Streifen innerhalb der noch flachen aber verlängerten Medullarrinne und auch die Vorderenden der Mesodermflügel sind kaum mehr zu erkennen. Die Mittelrinne erreicht weder das Kopfende des Schildes noch den Urmund, von welchem sie durch die wulstige Vorderlippe geschieden wird. Der Blastoporus besitzt zwei rechtwinkelig von dem kurzen Querspalt nach hinten abgehende Längsrinnen, zwischen denen etwas nach rechts gelegen das Zwischenfeld sichtbar wird.

Zum Schluss füge ich noch zwei der Normentafel entnommene Figuren Nr. 17 u. 18 hinzu, um der beschriebenen Periode mit dem Auftreten der vorderen Amnionfalte einen gewissen Abschluss zu geben. Gerade von diesem letzten Stadium an hat Will eine grosse Anzahl von Keimscheiben abgebildet, welche die Variabilität dieser Entwicklungsphase gut vor Augen führen, sodass ich von der Wiedergabe ähnlicher Bilder absehen kann.

In Fig. 17 ist die Ektodermbekleidung des Schildes so undurchsichtig geworden, dass von der Chorda gar nichts mehr, von den Mesodermflügeln kaum noch der vordere Rand sichtbar ist. Auch hat die Embryonalanlage eine scharfe Begrenzung erhalten. Eine noch seichte Medullarrinne liegt zwischen Vorderende des Schildes und Blastoporus, von beiden noch getrennt. Der letztere lässt aus dem rundlichen vorderen Teil das Mittelfeld hervortreten und zieht sich nach hinten in eine Rinne aus. Der helle Streifen von dem Kopfende des Schildes wird durch verdicktes Entoderm hervorgebracht, als ein Rest des vorderen hellen Feldes.

Endlich zeigt Fig. 18 schon ziemlich schmale Medullarwülste, die nach vorn an Breite zunehmen. Die zwischen ihnen befindliche Rinne ist schärfer ausgeprägt und erreicht das Kopfende des Schildes. Vor diesem erhebt sich die Kopffalte des Amnions. Der Urmund ist eng, das eingepresste Mittelfeld ragt aus ihm hervor; etwas nach links zieht sich die Primitivrinne von ihm aus. Die Ausbreitung der Mesodermflügel ist durch das verdickte Ektoderm nicht mehr zu erkennen.

Überblicken wir noch einmal die Zeichnungen, welche der Embryonalschild aufweist, so finden wir sie in frühen Stadien allein durch unter der Ektodermbekleidung befindliche Bildungen hervorgerufen (Chordastreifen, Mesodermflügel.) Erst wenn die Medullarplatte sich verdickt, verschwinden diese durchscheinenden Gebilde und es tritt ein eigenes Relief in Erscheinung: Medullarplatten mit Medullarrinne. Die äusserlich sichtbaren Veränderungen des Urmunds bestehen darin, dass von den Enden des Querspaltes sich Längsfurchen nach hinten ziehen, welche sich verlängern und einander näher rücken, bis die Form eines langen engen ⊓ resultiert. Die Längsschenkel können weiterhin noch enger aneinander schliessen. Der erheblichen Variabilität, Auftreten und Form der Längsfurchen betreffend, wurde gedacht.

Sodann möchte ich nochmals die Aufmerksamkeit auf die Tatsache lenken, dass die Keimscheiben eines Muttertieres eine weit grössere Ähnlichkeit aufweisen, als gleich alte, aber verschiedenen Eidechsen entnommene. Im ersten Falle lassen sich zwar individuelle Unterschiede leicht auffinden, ja der Entwicklungsgrad ist oft ein verschiedener — trotzdem sind sie sehr ähnlich, nach einem Typus geformt. Etwas ganz ähnliches

bemerkte Brachet, bei Rana temporaria. Die definitive Bildung des Archenteron findet nach diesem Forscher auf zweierlei Weise statt. Entweder fliesst der Urdarm breit mit der Furchungshöhle zusammen, oder beide bleiben durch eine dünne Zellschicht getrennt; das Archenteron weitet sich dann stark aus und drängt die Trennungsschicht bis zum Verschwinden der Segmentationshöhle zurück. Brachet schreibt nun: „Or, il est intéressant de remarquer que, d'une façon générale, dans une même ponte, tous les œufs se développent d'une façon uniforme, suivant l'un ou l'autre de ces deux types. Ainsi dans les deux pontes que j'ai surtous utilisées, l'une montrait typiquement les caractères du premier, l'autre ceux du second“ und weiterhin: „Il est probable que si l'on étudiait de nombreuses pontes on trouverait tous les intermédiaires entre ces deux.“ Falls hier nicht unter dem Namen Rana temporaria, wie leider noch vielfach üblich, die in vielen Charakteren verschiedenen Arten Rana fusca und arvalis zusammengefasst werden und die Differenzen auf zwei Spezies zurückzuführen sind, — und einem so sorgfältigen Beobachter wie Brachet wären die Artunterschiede nicht entgangen —, haben wir hier ein eklatantes Beispiel für die Gleichheit der Entwicklung von Geschwisterembryonen im Gegensatz zu der bedeutenden Verschiedenheit im Entwicklungsgang bei nicht „verwandten“ Individuen vor uns.

Auch Mitsukuri (1896) war diese Tatsache nicht unbekannt; er benutzte, um die allmähliche Umbildung des Urmundes bei Chelonia caouana zu demonstrieren, Eier desselben Geleges, was bei der Zahl der Eier und dem frühen Stadium, in welchem sie bei dieser Schildkröte abgelegt werden, leicht möglich war; leider sind wir bei der Eidechse gezwungen, die gleichen Vorgänge aus einer Reihe verschiedenen Muttertieren entnommener Keimscheiben herauszulesen.

II. Embryonalschild, Ektodermplatte und Medullarplatte.

In den vorhergehendeu Beschreibungen der Oberflächenbilder wurde mit dem Namen „Embryonalschild“ die dem Ei schildförmig aufliegende ovale Blastodermverdickung bezeichnet ohne Rücksicht darauf zu nehmen, welches Keimblatt diese Differenzierung hervorruft. Ich möchte bei dieser Definition beharren, wenn es sich auch ergeben wird, dass im Laufe der

Entwicklung der morphologische Wert unseres Schildes etwas wechselt, denn diese schon makroskopisch sichtbare Verdickung hat dem Gebilde eben den treffenden Namen gegeben.

Es handelt sich nun darum nachzusehen, in welcher Weise die Keimblätter am Aufbau des Schildes teilnehmen, und das Verhältnis des letzteren zur Embryonalanlage zu präzisieren: erst dann kann zu den in der Literatur gegebenen Definitionen Stellung genommen werden.

Am besten orientieren Längsschnitte über die Zusammensetzung des Schildes. Textfigur I gibt zwei derselben durch eine Keimscheibe wieder, welche demselben Eileiter entnommen

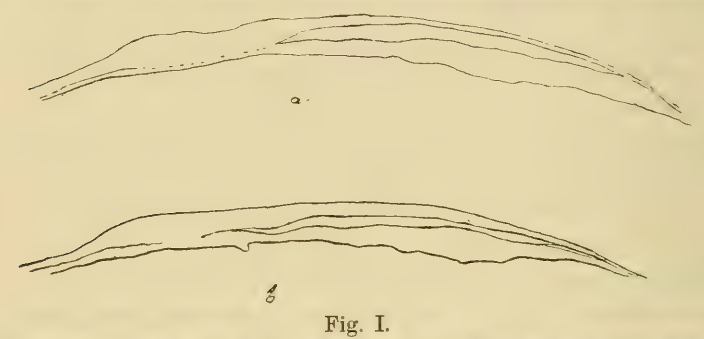


Fig. I.

Zwei Sagittalschnitte durch eine Keimscheibe, welche gleichalt mit der in Fig 1 abgebildeten ist. (10. 6. 1900. 1 c.) Ia Medianschnitt, Ib seitlich gelegen. Das Entoderm zeigt seine stärkste Verdickung in der vorderen Hälfte des Schildes.

war wie die in Fig. 1 dargestellte. Fig. Ia ist ein Medianschnitt; man sieht links die Primitivplatte mit der ganz flachen Gastruladelle; rechts schliessen sich verdickte Lagen von Ektoderm und Entoderm an, das erstere ein fest geschlossenes Blatt, das letztere noch locker aus grossen rundlichen Elementen bestehend; beide Keimblätter bringen gemeinsam die als Schild imponierende Verdickung hervor. Die beiden Keimschichten sind in diesem Bereiche aber nicht gleichmässig stark. Während die obere vom Primitivknoten nach vorn allmählich an Höhe abnimmt, zeigt die untere ihren grössten Durchmesser in der vorderen Hälfte; unter und vor der Primitivplatte ist sie ziemlich dünn, schwillt allmählich an und verdünnt sich dann wieder. Noch schärfer tritt dies hervor an dem seitlich von der Medianlinie geführten Sagittalschnitt durch dieselbe Keimscheibe, Fig. Ib; hier ist das Ento-

derm an der Grenze zwischen vorderem und mittlerem Drittel des Schildes — vom Primitivknoten aus gerechnet — etwa dreimal so dick wie kurz vor dem letzteren (94 μ gegen 29 μ). Querschnitte durch ähnliche Stadien ergeben dasselbe Bild; auch hier beteiligen sich beide Keimschichten gleichmässig an der Verdickung. Die Grenze des Schildes ist weder an den Seiten noch vorn scharf zu ziehen; Ektoderm wie Entoderm verdünnen sich allmählich zur Herstellung der intermediären Zone.

Ganz anders ist das Verhältnis der beiden Keimblätter in dem Medianschnitt durch die Keimscheibe Fig. 5 (NT., Nr. 18, Textfig. IV), der in Fig. II abgebildet ist. Der Urdarm



Figur II.
Medianschnitt durch die Keimscheibe Fig. 5. Entoderm besonders dick im vorderen Schildabschnitt.

ist durchgebrochen, von der vorderen Lippe des Blastoporus ziehen beide primären Keimblätter nach vorn. Das obere behält eine Strecke weit seine hohe Gestalt; die Zellen sind hoch zylindrisch. Nach vorn zu flachen sich seine Elemente aber ab; sie werden kubisch und endlich überwiegt der Breitendurchmesser bedeutend. Umgekehrt verhält sich das Entoderm. Vor dem Kopffortsatz des Mesoderms, welcher mit diesem Keimblatt verlötet erscheint, zieht es als dünne Lage abgeflachter Zellen kranialwärts. An der Stelle, an welcher das obere Keimblatt sich zu verdünnen beginnt, nimmt es aber an Umfang zu und ist weiter nach vorn aus grossen rundlichen Zellen zusammengesetzt, welche locker aneinandergereiht sind. Noch mehr nach vorn zu bildet es wieder ein einschichtiges dünnes Blatt.

Diese grossen dotterhaltigen Zellen waren auch im Oberflächenbilde zu sehen, zumal die Ansichten, welche die Dotterseite solcher Keimscheiben darstellen (Fig. 3 b, 4 b 6 b) zeigen recht gut die Beschaffenheit des Entoderms. Aber auch von der Oberseite schimmerte diese Verdickung hindurch und erzeugte das „v o r d e r e“ oder „k r a n i a l e h e l l e F e l d“. Sie bildet den vorderen Teil der makroskopisch als Schild sichtbaren Differen-

zierung. Da nun der Sagittalschnitt lehrt, dass oberhalb des wolkigen Entoderms nur eine Schicht platter Ektodermzellen liegt, welche das Durchscheinen desselben begünstigt, so ergibt sich, dass in diesem Stadium die Ektodermverdickung nicht mit dem Schild zusammenfällt, dass ein Teil des Schildes nur durch gewuchertes Entoderm gebildet wird. Die Ektodermverdickung ist also nicht allein charakteristisch für den Embryonalschild und ich möchte sie daher mit dem Namen „Ektodermplatte“ belegen. Die seitliche Grenze des Schildes fällt im Bereich des dünnen Entoderms mit der Ektodermplatte zusammen, die vordere mit dem Niedrigerwerden des unteren Keimblattes. Scharf ist die Grenze noch nirgends zu ziehen. Es ist also in diesem Stadium die Erscheinung des Schildes in der hinteren Hälfte bedingt durch die Verdickung beider Keimblätter, in der vorderen durch die des Entoderms.

Diese letztere Wucherung des unteren Keimblatts erfordert noch eine genauere Betrachtung. Sie besteht aus mehreren Schichten dotterhaltiger Zellen, welche um so grösser werden, je näher sie dem Dotter zu liegen. Dicht unter dem dünnen Ektoderm sind sie eng aneinander gedrückt, weiter unten dagegen lockerer angeordnet, oft in Strängen, die schräg nach dem Dotter herabsteigen, von welchem sie durch Nachfurchung ihren Ursprung nahmen. Meist handelt es sich um einfache Zellreihen, manchmal um Falten (Fig. 22a—e), die aber nie den Charakter von Röhren annehmen. Diese eigenartige Anordnung des Entoderms findet sich nur im vorderen Bereich des Schildes, und zwar um so ausgedehnter und weiter nach hinten reichend, je jünger die Keimscheibe ist. Ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich den Anfang dazu schon in den Fig. 1a und b sehe, bei welchen das Entoderm auch seine grösste Dicke in der vorderen Schildhälfte zeigte. Der hintere Rand ist bogenförmig, indem die grossen Dotterzellen sich seitlich weiter herabziehen, als in der Mitte.

Bei der Verfolgung des weiteren Schicksales der Entodermverdickung ergibt sich, dass sie sich rückbildet und zwar von hinten nach vorn, ohne dass sich der zuletzt bestehende Teil am Aufbau des Embryo beteiligte; sie flacht sich ab, die Zellen lagern sich in einer Reihe und gewinnen allmählich das Aussehen ihrer Nachbarn. Zwar scheint es in frühen Stadien, als

ob sich das vordere Ende des Kopffortsatzes in diesen Entodermwulst verliert, als ob dieser also am Aufbau der Chorda mit beteiligt sei; doch könnte dies höchstens den kaudalen Abschnitt der Verdickung treffen, welche zuerst die Gestalt des übrigen Entoderms annimmt. Die Serie des Embryos Fig. 11 zeigt nämlich, dass das verdickte untere Keimblatt, in welches die Chorda ausläuft, und von welchem unten die Rede sein wird, durch eine Zone indifferenten dünnen Entoderms von dem noch stark ausgebildeten Wulst getrennt ist, welchen eine ganz flache Ektodermschicht deckt. Der letzte Rest dieser Bildung befindet sich also vor dem Vorderende der Ektodermplatte, wie auch deutlich Fig. 17 lehrt. Die Verdickung zeigt eine auffallende Variabilität in Vorkommen und Stärke. Gut entwickelt ist sie in den in Fig. 5, 6, 9 und 10 dargestellten Embryonen; Fig. 7 zeigte gar nichts mehr davon, obwohl die Keimscheibe ihrer sonstigen Entwicklung nach den ihr gebührenden Platz erhalten hat und die Serien durch Fig. 12 und 17 liessen weit vor der Ektodermplatte nur noch Reste der unregelmässigen Dotterzellen erkennen.

Offenbar haben wir hier etwas ähnliches vor uns, wie es andere Forscher bei anderen Sauropsiden gefunden haben; Schauinsland (1899) bildet in Fig. 1b und 2b zwei Keimscheiben von Sphenodon von der Unterseite ab, welche Entodermstränge aufweisen, die sich anfangs vorn und seitlich unter dem (ektodermalen) Schild erstrecken, später auf den Vorderrand beschränken. Doch zeigen die Zellen hier meist eine röhrenförmige Anordnung, während mir dies bei Lacerta nur in Andeutungen zu Gesicht kam. Von Schlangen (Gerhardt) sind Zellzüge, welche vom Dotter zum Entoderm laufen, lange bekannt. Voeltzkow zeichnet sie auch bei Crocodilus, Will bei Emys. Für Lacerta hat Corning eine ausführliche Beschreibung geliefert. Auch den Vögeln sind ähnliche Bildungen nicht fremd; für das Hühnchen braucht man nur in dem schönen Atlas von Duval die Figuren 64—72, 162, 163 anzusehen, um im vorderen Teil der area pellucida in Duvals croissant antérieur eine homologe Entodermwucherung wiederzufinden, auch hier — s. unten — vor der Embryonalanlage gelegen. Endlich zeichnet Schauinsland (1903), auf Taf. 32, Fig. 4 bei einem Albatrosembryo rings um die birnförmige area pellucida einen Hof blasenartig aufgetriebenen Entoderms und bemerkt zu dieser Bildung: „Während sie an

den anderen Stellen meistens später verschwinden, erhalten sie sich an den vorderen Teilen der Embryonalanlage länger und kommen dort als „vordere Aussenfalte“ . . . . oder als „croissant antérieur du blastoderme“ zur Erscheinung“.

Gemeinsam ist allen diesen Entodermverdickungen — auch die Ballowitzschen Figuren von der Ringelnatter lassen dies erkennen — dass sie erst unter einem grossen Teil der Keimscheibe verbreitet sind und sich später auf eine Strecke vor dem Vorderende der Ektodermplatte reduzieren. Worin liegt nun die Bedeutung dieser Erscheinung? Vielleicht kann man derselben durch folgende Überlegung näher kommen. Dass die grossen dotterbeladenen Zellen, zumal die erst kürzlich nachgefurchten, dem Keim Nährmaterial zuführen sollen, braucht wohl nicht weiter hervorgehoben zu werden. Nun können sie selbst nur da ein Unterkommen finden wo sie Gelegenheit haben, sich ins untere Keimblatt einzufügen. Dies wird in grösserer Menge allein dort möglich sein, wo dieses sozusagen noch nicht fertig ist, noch nicht eine einfache Schicht niedriger Zellen darstellt. Da nun in der Mittellinie der Keimscheibe vom Urmund nach vorn das Auswachsen des Kopffortsatzes und die Bildung der Chorda vor sich geht, wobei das Entoderm in später zu besprechender Weise in Beziehung tritt, so muss das untere Keimblatt an dieser Stelle schon „fertig“ sein, um bei diesen Prozessen mit einzugreifen; hier können sich keine grossen Dotterzellen anhäufen, und aus diesem Grunde könnte man annehmen, dass mit der Ausbildung der Chorda die Entodermverdickung immer mehr peripher rückt und das Entoderm sich immer mehr abflacht, bis die Rolle des Zellwulstes ausgespielt ist und von den ausserembryonalen Gefässen übernommen wird.

Voeltzkow glaubt zwar, dass diese Zellstränge Wucherungen des Entoderms seien, die nach dem Dotter zu wüchsen, um diesen zu lösen, doch fehlten ihm jüngere Stadien, bei welchen die Entstehung durch Nachfurchung sich einwandsfrei beobachten lässt.

Doch zurück zu der Frage, auf welchen Bildungen die Erscheinung des Schildes beruht. Es fehlt uns noch die Antwort für spätere Stadien und diese ist auch schon in obigem Exkurs über die Entodermverdickung gegeben. Wenn diese geschwunden ist, das untere Keimblatt also überall eine ziemlich

gleichmässige Zelllage darstellt, so kann allein das verdickte obere Keimblatt den Embryonalschild bilden, so dass jetzt Ektodermplatte und Schild zusammenfallen. Da über dem gewucherten Entoderm nur eine dünne obere Keimhaut lag, so wird diese Stelle im Oberflächenbild gar nicht mehr hervortreten. Der vordere Teil des Schildes wird unsichtbar: daraus erklärt sich die vielfach bemerkte Erscheinung, dass die Schilder älterer Stadien bedeutend kleiner, besonders kürzer sind als die jungen Keimscheiben. Auch aus unseren Tafelfiguren lässt sich trotz der grossen individuellen Variabilität diese Tatsache herauslesen. Von den Autoren erwähnt z. B. Strahl, dass seine jüngsten Keimscheiben zugleich die längsten waren. Es fragt sich nun, ob dieses Wegfallen der Entodermverdickung allein genügt, um das Kürzerwerden des Schildes zu erklären.

Ehe ich auf diese Frage eingehen kann, muss ich kurz die weitere Umbildung des Schildes, jetzt der Ektodermplatte, erwähnen. Im Laufe der ferneren Entwicklung verliert diese nämlich auffallend an Breite, wird ganz schmal und bildet endlich die Anlage des Zentralnervensystems. Besteht diese „Medullarplatte" nun aus denselben Elementen wie die Ektodermplatte, also durch Konzentration der Zellen oder bildet sie nur einen Teil der letzteren, indem die peripheren Elemente sich abflachen? Anfangs glaubte ich, von theoretischen Gesichtspunkten ausgehend, das erstere annehmen zu können, doch genaueres Studium überzeugte mich davon, dass Strahl mit seiner Behauptung des Abflachens recht hatte; fand ich doch 200 μ vor der vorderen Lippe des Blastoporus in der Ektodermplatte von Fig. 14 195 Kerne, an derselben Stelle bei einer Keimscheibe, welche eine Medullarrinne besass (9. 6. 88. β c. NT. Nr. 35) nur 105, also fast nur die Hälfte. Daraus ergab sich, dass die Medullarplatte nur einen Teil der Ektodermplatte darstellt und dass letztere auch das Hornblatt mit bildet.

Es lag nun nahe, denselben Bildungsmodus auch für die Verkürzung des Schildes anzunehmen. Zu diesem Zwecke mass ich an den Querschnittserien die Entfernung des vorderen Randes des verdickten Ektoderms vom Urmund und fand folgende Werte:

Fig. II	1140 μ	Fig. VII	620 μ	Fig. XIII	750 μ
„ III	1030 μ	„ IX	870 μ	„ XIV	610 μ
„ IV	1000 μ	„ XI	820 μ	„ XV	950 μ
„ VI	930 μ	„ XII	850 μ	NT. No. 35	950 μ

Im Gegensatz zu der Verkürzung des Schildes verkürzt sich die Ektodermplatte fast garnicht: die infolge der unscharfen Grenzen, besonders bei den jüngeren Keimscheiben, nicht genau zu gebenden Zahlen variieren wohl nur im Bereich der individuellen Veränderlichkeit. In diesem Falle stimme ich nicht mit Strahls Angabe überein, „dass man in späterer Zeit auf viel weniger Schnitten nach vorn vom canalis neurentericus die hohe Ektodermlage findet als früher.“ Das Kleinerwerden des Schildes beruht also fast ausschliesslich auf dem Wegfall des vorderen hellen Feldes.

Somit hat sich ergeben, dass die äusserlich als Embryonalschild hervortretende Bildung zu verschiedenen Zeiten ganz verschiedenen Wertes ist; anfangs gleichmässig aus den beiden verdickten Keimblättern bestehend, zeigt sie später ausser dem gleichen Bezirk noch eine Zone, in welcher nur das untere Keimblatt verdickt ist; das verdickte Ektoderm, die Ektodermplatte bildet dann nur einen Teil des Schildes. Nach der Rückbildung des Entodermwulstes tritt allein die Ektodermplatte im Oberflächenbild hervor, letztere verdünnt sich an den Seiten sich abflachend zur Medullarplatte, die das Nervenrohr des jetzt als Embryo zu bezeichnenden Keimes bildet.

Diese Auffassung des Schildes kontrastiert besonders mit der Definition von Will. Derselbe betont nämlich, dass, „allein wirklich wesentlich für dasselbe nur der Charakter des Ektoderms sei.“ Er weiss sich darin eins mit Kupffer, Mitsukuri und Mehnert und rügt die Strahl'sche Auffassung, welche der meinigen sehr nahekommt, als eine „ziemlich vage Bezeichnung für eine Zone die infolge verschiedener Ursachen, ausser der Ektodermverdickung noch durch die Verdickung des Entoderms, sowie die Mesodermausbreitung im Relief hervortritt.“ Der letzte Vorwurf ist sachlich gerechtfertigt: dem steht aber gegenüber, dass man die Grenzen der Ektodermverdickung, welche wohl einen eigenen Namen verdient und daher von mir als „Ektodermplatte“ bezeichnet wurde, nur aus den Schnitten herauslesen kann: so lange das „vordere Feld“ existiert, ist es unmöglich, im Oberflächenbild den vorderen Rand der Ektodermplatte. Wills

Schild, zu erkennen, und dem Sinn des Wortes Schild entspricht es doch besser, diesen Begriff auf das makroskopisch sichtbare auszudehnen.[1])

Strahl lässt also auch das Entoderm an der Bildung des Schildes teilnehmen; sein Schüler Krautstrunk präzisiert dies mit folgenden Worten: „Die Erscheinung des Embryonalschildes ist bedingt sowohl durch die Entstehung einer hohen, nach unten abgegrenzten Ektodermlage, als auch dadurch, dass in dem gleichen Bezirke ein dickeres mehrschichtiges Entoderm vorhanden ist, das seitlich fehlt;“ dies ist nur richtig für die frühesten Stadien; denn wie wir sahen, kann im Bereich des vorderen Feldes das Entoderm allein für die Erscheinung des Schildes verantwortlich gemacht werden.

Die Zone verdickten Ektoderms nannte Strahl Medullarplatte, obwohl er selbst hervorhebt, dass ein Teil desselben sich vor der Bildung des Neuralrohrs abflacht; ich habe deshalb die indifferente Benennung Ektodermplatte vorgeschlagen, und die Bezeichnung Medullarplatte auf den Teil, der wirklich in das Zentralnervensystem aufgeht, reserviert. Es entspricht also meine Ektodermplatte Wills Embryonalschild und Strahls Medullarplatte.

Um es noch einmal hervorzuheben, so bezeichne ich als Embryonalschild die dem Ei schildförmig aufliegende Blastodermverdickung ohne Rücksicht auf ihre Zusammensetzung; sie kann durch beide Keimblätter gemeinsam oder auch nur durch eines derselben allein hervorgerufen sein, die Zone verdickten Ektoderms nenne ich Ektodermplatte, den sich zur Neuralrinne einsenkenden Teil derselben Medullarplatte.

III. Entwicklung und Durchbruch des Urdarmes, Bildung der Chorda.

Als Grundlage für die Betrachtungen über Urdarm und Chorda muss ich die Beschreibung der Schnittserie durch die in Fig. 3, a und b abgebildete Keimscheibe vorausschicken, welche für alle drei Fragen von Wichtigkeit ist; in den darauffolgenden

[1]) Anmerkung. Nebenbei möchte ich bemerken, dass Will nicht recht hat, wenn er in der Erklärung zu seiner Fig. 12 das Kopfamnion in der vordersten Schildregion entstehen lässt; die Falte schlägt sich stets vor dem verdickten Ektoderm, Wills Schild, über den Embryo; ihm fehlten Stadien zwischen seiner Fig. 11 und 12, welche ihn dies gelehrt hätten.

getrennten Besprechungen der drei uns interessierenden Punkte wird sodann noch auf andere Serien Rücksicht genommen werden.

Die ersten Querschnitte kranial von der vorderen Urmundlippe der genannten Keimscheibe zeigen nichts Bemerkenswertes; der mit Gerinnseln gefüllte Urdarm senkt sich in die Masse des unten von einer distinkten Entodermlage bedeckten Primitivknotens hinein. Das Lumen ist breit aber niedrig, die Wände glatt. Vom 8. Schnitt an (zu 10 μ) wird auch der dorso-ventrale Durchmesser des Hohlraums etwas grösser und nimmt erst im 17.—18. Schnitt wieder ab. Mit dem Rundwerden des Lumens beginnt seine Begrenzung unregelmässiger zu werden: einzelne Zellen springen mit schmäleren oder breiteren Ausläufern vor, so dass der Kontur gezackt wird. Dabei sinkt der Querschnitt des Urdarms immer mehr ventralwärts, bis ihn nur noch eine einzige Lage Mesodermzellen von der gut abgegrenzten Schicht Entoderms trennt. Dies Niveau .ist ungefähr im 15. Schnitt erreicht. Die Zellen der Decke und des Bodens des Urdarms sind übrigens völlig gleich gestaltet; anfangs begrenzen kubische Zellen mit rundlichen Kernen, dazwischen länglichere Elemente, aber nicht regelmässig pallisadenförmig angeordnet, das Lumen allseitig; weiter nach vorn zu werden die Zellen niedrig, platter. Im 21. Schnitt ist der Boden des Urdarms an einer Stelle schon so dünn, dass er nur von schmalen Ausläufern zweier Mesodermzellen gebildet wird, da hier die Reihe der Entodermzellen unterbrochen ist. Es scheint sich bereits in diesem Schnitt ein Durchbruch vorzubereiten. Dass übrigens einzelne Entodermzellen — wohl bei der Abnahme des Keimes vom Dotter und den vielfachen Bewegungen, denen das Objekt beim Zeichnen u. a. unterworfen war — aus ihrer Reihe herausgefallen sind, ist in mehreren Schnitten zu bemerken; doch ist immer festzustellen, dass die Zellen fehlen, nicht etwa mit dem Mesoderm verschmolzen sind.

Fig. 19a gibt den 24. Schnitt wieder und zeigt gut die ziemlich scharfe Grenze zwischen den beiden unteren Keimblättern; die Entodermzellen sind meist langgestreckt, fast spindelförmig; doch trifft dies nicht für alle zu, einige sind auch kürzer, gedrungener. An zwei Stellen ist das untere Keimblatt unterbrochen; die Verbindung, die in den Nachbarschnitten schon wieder vorhanden ist, wird teilweise durch Zellbrocken hergestellt. Nur eine Schicht niedriger Mesoblastzellen trennt das Entoderm

vom Urdarm. Dieser ist sehr niedrig, aber breit: die unregelmässigen Wände geben ihm das Aussehen eines Spaltes, der seinen Weg zwischen kompakten Zellhaufen gegraben hat, und das Studium der Schnittserie bestätigt diese Auffassung; der nach rechts von × ziehende schmälere Teil des Lumens ist nämlich nur auf zwei Schnitten sichtbar, stellt also einen ganz engen Kanal dar, der unmöglich durch Einstülpung entstanden sein kann. Im 27. Schnitt endlich ist der Boden des Urdarms in der Mitte völlig durchbrochen, und eine zweite Öffnung hat sich seitlich 2 Schnitte weiter gebildet. Bei der Betrachtung der unzerschnittenen Keimscheibe traten diese Lücken nicht hervor (siehe Fig. 3 b), wenn man auch an dieser Stelle bei durchfallender Beleuchtung zwischen den grossen Entodermzellen den Hohlraum hindurchschimmern sah.

Der Kopffortsatz des Primitivknotens erstreckt sich aber noch weiter nach vorn, als diese ventrale Öffnung des Urdarmes. Fig. 19 b nnd 19 c stellen den 33. und 41. Schnitt von der dorsalen Öffnung des Blastoporus dar. Sie zeigen, dass die Masse der Mesodermzellen immer mehr abnimmt, je weiter man kranialwärts geht, zeigen aber auch, dass das Entoderm unter dem Kopffortsatz vollständig erhalten bleibt. Zumal in Fig. 19 b bildet es noch eine vollständige Schicht und nimmt in einer flachen Grube die wenigen Mesodermelemente auf, die fast durchgängig durch eine feine Spalte von ihm abgetrennt sind. Während also die Zellen des Kopffortsatzes mit der entodermalen Unterlage nirgends verschmelzen — die Durchsicht der Serie lässt darüber gar keinen Zweifel —, suchen sie seitlich Anschluss an das Dotterblatt zu gewinnen, und es ist interessant, gewissermassen den Kampf der beiden Keimblätter zu verfolgen: das mittlere sucht die zentralen Entodermzellen von seinen seitlichen Nachbarn wegzudrängen und sich mit diesem in Verbindung zu setzen. Ich hoffe dass die beiden Figuren, die ich mit grösstmöglichster Genauigkeit gezeichnet habe, diesen Prozess, der fast in jedem Schnitte erkennbar ist, deutlich wiedergeben. Auf der rechten Seite der Fig. 19 b bildet das Entoderm noch ein vollständiges Blatt, das nur da, wo das Mesoderm sich anlagern will, eine geringe Knickung zeigt, so dass die von der Seite kommende Zellreihe sich in zwei Lagen zu spalten scheint: auf der linken dagegen ist bei × das untere Blatt bereits völlig von seinen

seitlichen Ausläufern abgedrängt. Die Zellen berühren sich noch, aber die eigentliche Fortsetzung des seitlichen Entoderms bildet doch schon der Kopffortsatz. Dass übrigens die links von × liegenden Zellen entodermaler Natur sind, zeigt die Serie; sie liegen in den benachbarten Schnitten völlig in der Flucht des unteren Keimblatts. Endlich in Fig. 19c hat die Spitze des Kopffortsatzes sich links völlig ans seitliche Entoderm angelegt, das den Zusammenhang mit dem mittleren Teil verloren hat. Letzterer ist vom Mesoderm durch eine deutliche Spalte getrennt und setzt sich in den rechten Seitenteil des Dotterblattes fort. Die zwischen Fig. 19b und c liegenden Schnitte zeigen mehr oder weniger deutlich dasselbe Bild: eine kontinuierliche Lage Entodermzellen, die mit den Seitenzipfeln des Mesoderms zusammenhängt, im übrigen aber von demselben bei genauerem Studium doch abzugrenzen ist.

Fig. 19c gibt aber einen der letzten Schnitte wieder, auf welchem die beiden Keimblätter unverschmolzen übereinander liegen. In den nächsten drei Schnitten hat sich der nur noch wenig Zellen besitzende Kopffortsatz auf der linken Seite vollständig ans Entoderm angeschlossen, so dass keine Grenze mehr zu ziehen ist; von rechts her schiebt sich eine Zunge entodermaler Zellen unter das Mesoderm. Weiter nach vorn wird die Unterscheidung zwischen den beiden Schichten immer schwieriger, zumal die mediane Verdickung jetzt in der Flucht des unteren Keimblattes liegt; Mesoderm und Entoderm verlöten sich hier, ohne sich aber zu vermischen, denn die einfache Lage entodermaler Elemente kann man doch von den wenigen ihr aufgelagerten Zellen des Mesoderms unterscheiden. Vom 49. Schnitt an jedoch schwindet auch diese Differenzierung, und es zieht unter dem noch hohen Ektoderm ein einfaches, gleichmässig dickes Blatt niedriger Zellen her, das später den wolkigen Charakter des „vorderen Feldes" annimmt. Ich habe versucht, diese Verhältnisse in den beiden letzten Schnittbildern Fig. 19d und e wiederzugeben. Fig. 19d stellt den 46. Schnitt dar und demonstriert die Verlötung der beiden Keimblätter, Fig. 19e den den 49. Schnitt mit einfachem, unverdicktem Entoderm vor dem Kopffortsatz.

Bei dieser Untersuchung des Kopffortsatzes des Primitivstreifens ergab sich also, dass das Mesoderm nirgends mit

der entodermalen Unterlage verschmilzt; nur seitlich sucht es dieselbe abzudrängen, um sich mit den lateralen Teilen des unteren Keimblattes zu verbinden, und seine Spitze verlötet sich, aber nur im Bereich weniger (4) Schnitte mit dem Entoderm.

Verwerten wir nun die Ergebnisse des Studiums der Serie für unsere drei Fragen.

1. Die Entwicklung des Urdarmes.

Schon kurz nach Einsenkung des Urdarms wurden seine Wände als unregelmässig beschrieben, und je weiter nach vorn die Schnitte lagen, desto mehr nahm der Charakter eines sekundär entstandenen Spaltraumes zu. Schmale seitliche Ausläufer des Lumens liessen endlich keine andere Deutung zu, als dass der grösste Teil des Urdarms nicht durch Einsenkung, sondern durch Spaltung innerhalb des vorher soliden Primitivknotens seinen Ursprung nehme. Bei einer Invagination sind die dem Lumen zugekehrten Zellen nämlich stets mit glattem freien Rande versehen, wie man sich am Nervenrohr, an Riechgrube und Gehörblase leicht überzeugen kann; wenn sich auch im Bereich des Blastoporus selbst keine pallisadenförmige Epithellage fand, so war doch hier eine glatte Oberfläche vorhanden, die das Aussehen einer Einstülpung trug und die sich ganz anders ausnahm, als die zerrissene Begrenzung im vorderen Teil des Urdarms. Zur Gewissheit wird dieser Vorgang der Dehiscenz bei dem Vergleich mit jüngeren Keimscheiben. Bei einer solchen, die mit der in Fig. 4 abgebildeten dem Muttertier entnommenen (30. VI. 02, 6. 2), aber in der Entwicklung erheblich zurückgeblieben war, betrug die Länge des Primitivknotens mit Kopffortsatz mindestens 450 μ (das vordere Ende verlor sich in den Entodermwolken des vorderen hellen Feldes). Der nur 110 μ lange Urdarm hörte mitten im Mesoderm auf, durch eine breite Schicht vom Entoderm geschieden. Vor ihm liegt noch ein langer und anfangs recht erheblich dicker, solider Kopffortsatz. Sollte in diesen hinein die eine Einstülpung sich fortsetzen, so müsste dieselbe mindestens durch zwei Zellreihen vom Entoderm getrennt sein; es wurde aber bei Besprechung der Serie erwähnt, dass bei der in Fig. 3 abgebildeten Keimscheibe fast die Hälfte

des Bodens des Urdarms nur von einer Schicht Mesodermzellen gebildet wurde.

Eine andere Frage ist es, ob der ganze Urdarm einer Dehiscenz sein Dasein verdankt, oder nur ein Teil desselben. Ballowitz lässt den Anlass zur Einsenkung des Urdarms der Ringelnatter durch eine Zellstauchung des schnell wachsenden kaudalen Teils der Schildfläche gegeben sein, doch habe ich ähnliche Epithelfalten, welche auf einen solchen Vorgang deuteten, bei der Eidechse nicht finden können. Immerhin ist die erste Gastrulaeinsenkung zu breit und umfänglich, als dass man an einen Spaltungsvorgang denken könnte, auch lassen die noch glatten Wände der anfangs seichten Grube den Bildungsmodus als Invagination deuten. Doch zeigen sich schon sehr bald — eine Grenze ist nicht festzustellen — Anzeichen der Dehiscenz. Es wäre somit zu konstatieren, dass der Urdarm in seinem ersten Entstehen durch Einstülpung, dass dagegen der grösste Teil durch interzelluläre Spaltung gebildet wird. Natürlich stützt sich dieses Resultat nicht allein auf die angeführten zwei Serien.

Dieser Befund stimmt gut mit gleichen Beobachtungen neuerer Autoren überein. Für die Eidechse schien Strahl (882, S. 257) ein Wachstum des Urdarms durch Dehiscenz sehr wahrscheinlich, wenn er sich auch nicht sicher für diese Möglichkeit ausspricht. Ferner schreibt Ballowitz für die Ringelnatter: „Die Entstehung und das Weiterwandern der Urdarmspalte vollzieht sich durch eine Art langsam und stetig fortschreitender Dehiscenz zwischen den Zellen selbst" und weiter: „nach obigem ist der Urdarm keine Epitheleinstülpung, sondern interzelluläre Differenzierung innerhalb der Zellen der Stomaplatte selbst". Weiterhin bestätigt Brachet in seiner schon vorher angeführten sorgfältigen Arbeit über die Gastrulation der Amphibien die Ansicht einiger Voruntersucher, dass auch bei dieser Tiergruppe der Urdarm durch Dehiscenz entsteht: „Il est démontré que la voûte archentérique et la cavité qu'elle délimite se forment sur place, par creusement au sein de l'endoblaste". In ähnlicher Weise beschreibt Boeke die Verhältnisse der Mesoblastbildung bei den Muränoiden; die Blastodermzellen schlagen sich am Keimrande unter der Deckschicht um, „später scheint aber die Spalte zwischen Ekto- und Mesoderm durch Delamination sich

zu vergrössern. Wie es Wilson für Serranus atrarius behauptet, geht also auch hier wahrscheinlich ein richtiger Umschlag mit Delamination zusammen". Endlich führe ich noch Schückings interessante Befunde bei drei Echinodermenlarven an (Asterias glacialis, Strongylocentrotus lividus und Arbacia pustulosa), bei welchen gleichfalls die Gastrulation nicht durch Einstülpung, sondern durch Spaltung von Zellaggregaten bewirkt wird. Er wurde zuerst durch Beobachtungen an $NaHCO_3$ Larven darauf aufmerksam, dass bei deren Gastrulation „erst ein solider Zapfen ins zentrale Lumen hineinwuchs und sich dann sekundär spaltete, worauf die Randzellen sich pallisadenförmig um das entstandene Lumen gruppierten". Mit Recht weist er auch darauf hin, dass eine Einstülpung, wie sie Amphioxus typisch zeigt, nur in der Minderheit der Fälle eintritt.

Nach den neueren Angaben sind also auch bei der Gastrulation die Einstülpungsprozesse weniger verbreitet, als man früher annahm, und Spaltungsvorgänge treten dafür ein. Es braucht wohl kaum daran erinnert zu werden, wie oft diese beiden Bildungsmodi sich ersetzen, wie oft homologe Organe in einer Tiergruppe durch Invagination, in einer anderen durch Dehiscenz ihr Lumen erhalten. Ja nebeneinander können sich beide Prozesse abspielen, so werden die seitliche Nasendrüse und die kleineren Drüsen der Nebenhöhlen der Nase bei Säugetieren gleich lumenhaltig gebildet, während die Drüschen der Nasenhöhle selbst solid angelegt werden.

Dies alles weist darauf hin, dass die beiden Vorgänge nicht weit voneinander verschieden sind; in der Tat sind einmal Material und Resultat meist die gleichen, und es finden sich zwischen beiden Extremen Übergänge jeder Art.

Faltungsprozesse im Sinne von His ohne lokalisiertes Wachstum scheinen nämlich doch nicht allzuhäufig vorzukommen; ganz auszuschliessen sind sie natürlich nicht, die Einsenkung der Medullarrinne der Amnioten geschieht z. B. durch Umbiegen einer Platte. Dagegen konnte ich in der ersten dieser Mitteilungen nachweisen, dass das Riechgrübchen nicht durch Faltenbildung, sondern durch lokalisiertes Wachstum einer bestimmt gelagerten Zellgruppe entsteht und sich vertieft, und ähnliches scheint mir auch bei der Anlage anderer Organe, wie der Drüsen stattzufinden. Ob diese begrenzte Riechplatte sich als solider

Zapfen einsenkt und später ausgehöhlt wird oder ob sofort ein Lumen gebildet wird, — beide Male würden die Wände aus demselben Material ihren Ursprung nehmen. Auch für die Urmundbildung kann man diese Betrachtung anstellen, und da Material und Effekt die gleichen sind, so verliert der Befund der Dehiscenzerscheinungen viel Befremdendes.

Zweitens sind Einsenkung und Spaltung aber durch alle möglichen Übergänge miteinander verbunden. In einer kleinen Skizze habe ich einmal die verschiedenen Bildungsmodi von Zentralnervensystem und Sinnesorganen bei Wirbeltieren zusammengestellt und einigen der gestaltenden Ursachen näher zu kommen gesucht. Da fanden sich alle Formen von der weit offenen (z. B. Nervenrohr bei Amnioten) zur engen Falte (Nervenrohr der Urodelen), weiter zur Falte ohne Lumen, deren Wände eng aufeinandergepresst sind (Linse, Ohr der Knochenfische) bis zur völlig soliden Wucherung (Rückenmark der Knochenfische). Sehr lehrreich war insbesondere ein Befund von Jablonowski, dass Vorder- und Mittelhirn des Hechts durch Einfaltung ohne Lumen gebildet werden, das Rückenmark dagegen durch solide Kielbildung. Auch hier treten also verschiedene Modi nebeneinander auf.

Trotz aller dieser Ähnlichkeiten möchte ich den Vorgang der soliden Knopfbildung mit späterer Aushöhlung durch Dehiscenz nicht als Invagination bezeichnen, wie es Hertwig in seiner neuesten Zusammenfassung der Keimblattlehre (Handbuch der Entwicklungslehre, Lief. 14 und 15) bei aller Anerkennung der von Brachet u. a. gefundenen Tatsachen tat. Es kommt ja schliesslich nur auf einen Wortstreit heraus, aber die beiden Prozesse sind nun einmal verschieden. Ob man die solide Anlage als Modifikation der Faltung erklären will, tut hier nichts zur Sache, aber es ist in der Tat bei einer echten soliden Wucherung keine Andeutung eines Hohlraumes vorhanden, die die Benennung „Invagination", mit welcher wir immer eine sofortige Lumenbildung verbinden, rechtfertigte. Da, wie gesagt, Material und Resultat die gleichen sind, so verlieren die resultierenden Bildungen auch bei differentem Entstehungsmodus meines Erachtens nicht an Vergleichbarkeit; ich möchte für beide Prozesse den indifferenten Namen Einwucherung oder Einwachsung des Organs, in unserem Falle des Primitivknotens wählen und den

Hohlraum dann sofort durch Invagination oder später durch Dehiszenz entstehen lassen.

An diese Betrachtungen lassen sich noch einige Bemerkungen knüpfen. Da der Urdarm sich — wenigstens grösstenteils — erst in den soliden Primitivknoten einbohrt, so ist letzterer und das aus ihm hervorgehende Mesoderm nicht von vorn herein als obere und untere Wand des Urdarms aufzufassen und man hat bei Benennungen von dem ursprünglichen soliden Gebilde auszugehen. Die Mesodermwucherung erstreckt sich — unter anderem — in der Mittelebene als Kopffortsatz nach vorn, und deren Querschnitte sind überall gleichwertig, gleichviel ob sie später von dem eindringenden Urdarm in ein oberes und unteres Zelllager gespalten werden oder nicht. Ich halte es daher mit Schauinsland nicht für richtig, die Chorda aus der „dorsalen Urdarmwand" hervorgehen zu lassen; es ist nicht diese obere Urdarmwand, welche kranial vorwächst, sondern die Spitze des verschieden weit ausgehöhlten Kopffortsatzes.

Ferner kann ich auf Grund der angeführten Tatsachen Keibels Bezeichnung „Invaginationshöhle" nicht annehmen. Denn wenn auch das Darmepithel der Eidechse einzig und allein von dem Entoderm — ich nannte mit Schauinsland das die subgerminale Höhle deckende Zellblatt so — abstammt und somit die Wandungen des Hohlraums nicht mehr alle Organe hervorgehen lassen, wie beim Amphioxus, so sind die beiden Hohlräume meines Erachtens wohl vergleichbar, da sie an gleicher Stelle entstehen, wenn auch nicht in gleicher Ausdehnung. Sie verdienen wohl einen gleichen Namen, und ich erachte die althergebrachte Bezeichnung Urdarm doch für passend, da sie gar nicht ausdrückt, dass sie zum definitiven Darm in irgend welcher Beziehung steht. Auch Hertwigs Bezeichnung „Mesodermsäckchen", so treffend sie für die Reptilien ist, lässt die Homologie der Höhlen nicht erkennen.

2. Der Durchbruch des Urdarms.

Mehnert hat sich in einer kleinen Schrift mit aller Schärfe dafür ausgesprochen, dass der Urdarm nur an einer Stelle durchbräche und deutete alle anderen Bilder als Kunstprodukte, indem die von manchen Autoren gezeichneten mehrfachen Lücken in der ventralen Urdarmwand durch heraus-

gefallene Zellstücke hervorgebracht worden seien. Mehnert weiss sich eins mit Strahl (Lacerta), Kupffer (Lacerta), Weldon (Lacerta), Mitsukuri und Ishikawa (Trionyx), Mitsukuri (Clemmys und Chelonia), sowie Will für Lacerta, welche bei den angegebenen Formen nur eine ventrale Öffnung beobachteten. Von neueren Autoren wäre noch Schauinsland anzuführen, welcher für Chamäleo ebenfalls nur eine bestimmte Stelle des Durchbruchs annimmt. Dagegen zeichnen mehrere solcher Lücken H. Virchow und Wenckebach bei Lacerta, Will bei Platydactylus und Cistudo, endlich Ballowitz, Gerhardt, Hertwig bei der Ringelnatter.

Schon in der beschriebenen Serie fanden sich zwei ventrale Durchbruchsstellen nahe beieinander, nur durch einen dünnen Zellstrang getrennt, und die Figuren, welche jüngere Keimscheiben von der Dotterseite darstellen (Fig. 4b und 6b), wiederholen den Befund, dass gleichzeitig mehrere Lücken in der ventralen Urdarmwand vorhanden sein können. Dieselbe war mehrfach durchbrochen, schmale Stränge zogen sich zwischen den Öffnungen hin und gaben der vor dem Primitivknoten gelegenen Partie ein netzartiges Aussehen.

Bevor ich aber diese Bildungen näher untersuche, muss ich dem Haupteinwand Mehnerts entgegentreten, dass nämlich diese mehrfache Durchbrechung künstlich beim Abheben der Keimscheibe vom Dotter und den darauf folgenden Manipulationen entstanden sei. Zu diesem Zwecke schnitt ich eine mit Fig. 4 gleichalterige Keimscheibe mit dem Dotter und hatte das Glück, dass die Subgerminalhöhle durch die Fixation nicht ausgedehnt worden war; im Gegenteil lag das Entoderm dem Dotter fest auf, sodass ein für die Entscheidung der Frage einwandfreies Präparat gewonnen wurde. Fig. 20a gibt den 22. Schnitt nach vorn von der ersten ventralen Urdarmmündung wieder. Sie zeigt den dritten Zellzug (von hinten gerechnet), der etwas schräg unter dem Kopffortsatz hinzieht und rechts und links von demselben zwei Lücken. Nichts spricht dafür, dass aus denselben Zellen herausgefallen seien, die sich doch im Dotter finden müssten; die kleinere Öffnung, die auf dem vorigen und dem folgenden Schnitt übrigens bedeutend weiter ist, wird sogar von einer Dotterkugel derartig verstopft, dass ein Zellausläufer dorsal gedrängt wird. In der grösseren Lücke finden sich Gerinnsel.

welche man als Reste der hier früher vorhandenen Verbindung auffassen könnte. Auch die anderen Lücken des Präparates ergeben dasselbe Bild: es ist somit die mehrfache Durchbrechung des Bodens des Urdarms kein Kunstprodukt. Rekonstruiert man sich die ventrale Urdarmwand dieser Keimscheibe, so würde ein ähnliches Bild resultieren wie es die Figuren 4 b und 6 b wiedergeben.

Übrigens möchte ich dieser Frage nicht die Wichtigkeit beilegen, wie es Mehnert tat: zumal wenn man annimmt, dass die Bildung des Urdarms durch Spaltung vor sich geht, hat es gar keine Schwierigkeit, diesen selben Prozess an mehreren Stellen der unteren Wand gleichzeitig einsetzen zu lassen, sodass eine mehrfache Durchbrechung eintritt.

Wir haben also auch das Recht, die Bilder wie sie sich bei abgehobenen Keimscheiben finden als normale zu bezeichnen; der Urdarm bricht ventral an verschiedenen Stellen durch: es kann sich natürlich der Durchbruch auch auf einen Ort beschränken.

Das genauere Studium der Zusammensetzung dieser an der Unterseite hervortretenden Zellstränge führt uns zur dritten Frage, zur

3. Entstehung der Chorda.

Vorher ist an die bei der Durchsicht der Serie der Fig. 2 gemachten Befunde des Kopffortsatzes zu erinnern. Dieser war fast in ganzer Länge von Entoderm ventral bedeckt, nur seine vorderste Spitze zeigte sich im Bereich weniger Schnitte mit dem Dotterblatt verlötet. Man kann demnach drei Abschnitte an dem Kopffortsatz unterscheiden. Der kaudale Teil (in unserem Fall etwa 300 μ lang), birgt den Urdarm; an diesem ist eine dorsale Mesodermmasse (die dorsale Urdarmwand der Autoren) von einer ventralen abgespalten worden, welch' letztere im Verein mit dem Entoderm die ventrale Urdarmwand bildet; der mittlere Abschnitt ist nicht ausgehöhlt, aber ventral vom unteren Keimblatt ausgekleidet, er nimmt 15 Schnitte ein. Endlich ist im dritten vordersten Teil (hier 4 Schnitte weit) eine Verlötung des Kopffortsatzes mit dem Dotterblatt eingetreten, welche nur schwer freies Entoderm unterscheiden lässt.

Dass diese letzte Verlötung erst nachträglich eingetreten ist, ist ja genugsam bekannt; in frühen Stadien (Fig. 1) lässt sich zwar eine geringe Beteiligung des unteren Keimblattes an der Bildung des Primitivknotens erkennen, doch ist diese Verbindung am vorderen Ende nicht besonders innig. Später, wenn der Urdarm sich schon tief in die Mesodermmasse eingebohrt hat, aber doch noch ventral durch eine dichte Schicht geschlossen erscheint (NT. Nr. 14), findet sich sogar der ganze Primitivknoten von einer vollständigen freien Entodermschicht bedeckt. Das Mesoderm wuchert am kranialen Pol des Knotens noch aus dem oberen Keimblatt hervor und ist von dem unteren gerade dort deutlich getrennt. Kurz, eine Verlötung der Spitze des Kopffortsatzes mit dem Entoderm, deren Bedeutung wir weiter unten uns klar zu machen suchen werden, hat sich noch nicht etabliert.

Wie entwickelt sich nun die Chorda im Bereich dieser drei Abschnitte?

Da ist es auch eine altbekannte Tatsache, dass die untere Wand des Urdarms schwindet, wodurch natürlich ein Kürzerwerden des Kanals hervorgebracht wird. Ein Vergleich der von der Dotterseite abgebildeten Keimscheiben Fig. 4b mit Fig. 10b lehrt dies. Im ersteren Fall erstreckt sich die netzartig durchbrochene ventrale Wand weit nach vorn, das zweite Bild zeigt aber nichts mehr von diesen Strängen; die ventrale Mündung liegt nicht weit nach vorn von der dorsalen in einer Nische, gebildet von dem Endknopf und den nach vorn ziehenden Mesodermwülsten. Zwischen letzteren liegt eingesenkt die Chorda frei vor, keine Zelllage scheidet sie von der schwach entwickelten subgerminalen Höhle.

Es wäre noch die Frage zu erwägen, ob diese Zellstränge, die Reste der ventralen Urdarmwand, atrophieren, oder wie Ballowitz für die Ringelnatter annimmt, nach hinten und den Seiten „abwandern", und weiter zum Aufbau des Embryo Verwendung finden. Auch dies ist nicht direkt zu entscheiden; die Zellen der Stränge tragen im allgemeinen keine Anzeichen der Degeneration, und die mehrfach zur Beobachtung gekommene Anlagerung frisch abgeschnürter grosser Entodermzellen an diesen Stellen legt den Gedanken nahe, dass das Schwinden der unteren Urdarmwand nicht durch Resorption, sondern durch

Zellverschiebung vor sich geht. Dass dabei einige Elemente „den Anschluss nicht erreichen“ und zu Grunde gehen, ist natürlich leicht möglich.

Das mikroskopische Bild zeigt die Stränge aus mindestens zwei Lagen plattgedrückter Zellen gebildet: einer Schicht Entoderms und mindestens einer Mesoderms (s. Fig. 20a). Diese Teile werden also, während sich in bekannter Weise in der Mitte der dorsalen Urdarmwand die Chorda herausbildet, nicht beim Aufbau derselben verwendet. Da nun die Beteiligung des Entoderms am Primitivknoten keine sehr grosse, so dass dasselbe höchstens die untere Urdarmwand mitbilden hilft, so ist der Chorda dorsalis in diesem hinteren Abschnitt ein rein mesodermaler Charakter zuzusprechen.

Der Übergang dieses Abschnitts des Kopffortsatzes in den mittleren kann sich in manchen Fällen recht allmählich vollziehen: das Lumen des Urdarms schwindet zwar, doch lassen sich noch gut dorsale und ventrale Wände desselben unterscheiden: während die erstere aus hochgestellten, mit ihren Langseiten aneinanderstossenden Zellen gebildet wird, behält die untere Lage Mesodermzellen ihre langgestreckte platte Gestalt bei; die Zellen stehen also mit ihren Längsachsen senkrecht aufeinander und sind sehr genau abzugrenzen. Unter der letzteren Reihe ziehen sich die ebenfalls platten dotterbeladenen Entodermzellen hin. Das ist z. B. sehr klar an der Serie zu erkennen, welcher der Schnitt Fig. 20 entnommen ist: Fig 20b liegt 12 Schnitte weiter kranialwärts und zeigt deutlich die längsgestellten Mesodermzellen ventral von zwei Lagen ganz platter Elemente bedeckt. Doch ist dies nicht im Bereiche des ganzen Schnittes der Fall; an einer Stelle fehlen diese Unterlagen. Dass diese in das übrige Mesoderm mit eingegangen sind, dafür fehlt jeder Anhalt in Gestalt von Übergangsformen; die Keimscheibe ist mit dem Dotter geschnitten, die Zellen können also nicht herausgefallen sein und so bleibt allein die Annahme übrig, dass die flachen Zellen verschwunden sind, — abgewandert oder atrophiert.

Weiter kranial hat der Kopffortsatz aber einen einheitlichen Charakter und es fragt sich, was das unter ihm liegende Entoderm für ein Schicksal erleidet. Spätere Stadien zeigen nämlich von der weit nach hinten gelegenen ventralen Urmund-

öffnung angefangen nach vorn die Chorda frei die subgerminale Höhle begrenzend: sie ist allseitig, seitlich und vorn in das untere Keimblatt eingeschaltet, dessen medianen Teil sie zu bilden scheint. Nirgends ist sie an der Unterseite von Entodermzellen bedeckt. Hier wiederholt sich also die Frage, ob die Entodermzellen sich der Chordaanlage beimischen oder ob sie auch hier verschwinden und die Rückensaite dann allein vom Kopffortsatz gebildet wird. Schon die letztverwendete Serie gibt darüber einige Aufklärung. Es liegen in der uns interessierenden Gegend nämlich an einigen Stellen nur wenige langgestreckte Elemente der unteren Keimschicht unter dem Mesoderm, einen nur unvollständigen Beleg darstellend; die Gestalt derselben und absolute Unähnlichkeit lässt hier den Gedanken an eine Vermischung der beiden Keimblätter gar nicht zu. Am belehrendsten ist aber die Schnittserie durch die in Fig. 7 abgebildete Embryonalanlage. Gehen wir hier von der unteren Urdarmöffnung nach vorn, so finden wir erst die Chordaanlage ventral frei vorliegend, seitlich ans Entoderm angeschlossen; nur ein dünner Zellstrang, deutlich aus zwei übereinanderliegenden Zellenreihen gebildet, zeigt die Stelle des früheren Urdarmbodens an. Vom 17. Schnitte à 10 μ an aber schiebt sich das Entoderm unter den Kopffortsatz und ist teilweise durch eine Spalte von diesem getrennt: deutlich stechen die platten Zellen des unteren Keimblattes gegen die hohen, mehr zilindrischen Elemente des Mesoderms ab. Einige Schnitte zeigen eine vollständige Entodermlage, andere eine unterbrochene (Fig. 21), noch andere endlich nur einige platte Zellen unter dem Kopffortsatz. Dass an den Stellen der Lücken die Zellen des Entoderms nach oben eingewandert seien, dafür vermissen wir auch hier jeden Beweis. Im Gegenteil, der vollständige Mangel an Zwischenstufen zwischen den platten und zilindrischen Elementen, die absulute Gleichheit des Kopffortsatzes an Stellen mit oder ohne Entodermbekleidung beweisen, dass die Zellen, welche die Öffnungen früher ausfüllten, geschwunden sind. Viele Schnitte geben ein ähnliches Bild wie Fig. 21: ich glaube mich daher zu dem Schlusse berechtigt, dass auch die einfache Entodermschicht unter dem kranialen Teil der Chordaanlage verschwindet. Da nun an dieser Stelle von Anfang an das untere Keimblatt eine vollständige Lamelle darstellt und sich nicht mit

dem Mesoderm gemischt hat (vergl. darüber noch S. 688), so ist die Chorda in ihrem vorderen Abschnitt ebenfalls mesodermalen Ursprungs.

Am schwierigsten ist ein Entscheid darüber zu treffen, ob an der Spitze des Kopffortsatzes, an der Stelle der Verlötung mit dem Entoderm, Zellen des letzteren in die Chordaanlage aufgenommen werden.

Ältere Stadien, schon von Fig. 9 (No. 22) an, sind für die Lösung dieser Frage nicht zu brauchen, da bei ihnen das Vorderende der Rückensaite ohne irgend eine wahrnehmbare Grenze in das Entoderm übergeht. Wir müssen zu jüngeren Keimscheiben greifen, und da bietet sich in der in Fig. 4 abgebildeten ein willkommenes Objekt dar. Wie schon die Abbildung von der Ventralseite 4b lehrte, ziehen sich noch weit nach vorn Stränge unter dem Kopffortsatz hin, welche von den bekannten zwei platten Zellreihen hergestellt werden. Weiter nach vorn liegt nun der breite aber niedrige Kopffortsatz völlig frei über einer lückenlosen Entodermschicht; wie vorher beschrieben zeigen die Elemente der beiden Keimblätter absolut keine Ähnlichkeit oder Zwischenstufen. Im 38. Schnitt von der vorderen Urmundslippe (welche infolge des schräg getroffenen Blastoporus nur annähernd bestimmt werden kann) verlieren die Entodermzellen aber ihre platte Gestalt und nehmen eine etwas höhere an, wie sie das untere Keimblatt an der rechten Seite trägt, links grenzen schon grosszellige Wucherungen an den Kopffortsatz. Durch diese Formveränderung werden die Zellen der beiden Keimblätter ähnlicher und man könnte an eine Verschmelzung glauben, zumal die des unteren Blattes spitze Fortsätze zwischen die obere Schicht entsenden können (so Fig. 22a). Eine Verschmelzung täuscht aber nur der erste Blick vor; stets wird man Kopffortsatz und Entodermzellen voneinander trennen können. Nicht alle Schnitte zeigen eine solche innige Vereinigung; gerade die Spitze des Kopffortsatzes liegt völlig frei zwischen Ektoderm und Entoderm; Schnitt 55 ist in Fig. 22b abgebildet und lässt dies recht deutlich erkennen. Noch zwei Schnitte weiter sind Mesodermzellen zu bemerken, bis im 58. Schnitte nur eine einfache Lage hoher Entodermzellen sich in der Mittellinie zeigt (Fig. 22c) Es darf uns nicht irre machen, dass weiter kranial das untere Keimblatt hier wieder mehrschichtig wird; wir kommen ja

allmählich in die Gegend des gewucherten Entoderms, in das „vordere helle Feld“; auch bieten diese Entodermlagen ein ganz anderes Aussehen als die Querschnitte durch den Kopffortsatz dar.

Ich füge noch hinzu, dass ich auch bei der Keimscheibe Fig. 6 keine Vermischung des Entoderms mit dem Mesoderm zu konstatieren vermochte; eine Lage Entodermzellen, die in ihrer Gestalt mit den seitlichen übereinstimmte, bedeckte ventral den Kopffortsatz, dessen Vorderende freilich nicht mit Sicherheit festzustellen war.

Es liess sich also an der Spitze des Kopffortsatzes eine nicht sehr weitgehende Verlötung der beiden Keimblätter beobachten, welche die Schichten immer noch auseinanderzuhalten gestattete. Somit unterscheidet sich dieser Abschnitt des Mesoderms nur unwesentlich von dem vorigen, und wir haben wohl alles Recht für die Chordabildung hier denselben Modus anzunehmen, zumal in dem einen Fall, in welchem die Spitze des Fortsatzes völlig freilag. Das Entoderm wird ebenso zu Grunde gehen, wie in den weiter kaudal gelegenen Schnitten, und die Chorda wird dadurch vorn wie früher seitlich Anschluss an das Entoderm gewinnen. Allerdings sind die Bilder nicht immer so klare, wie bei den herangezogenen Serien; zumal wenn die Entodermlage schwindet, wird die Abgrenzung des Mesoderms erschwert. Dies mag wohl Schauinsland dazu geführt haben, von einer „Vermischung“ des rostralen Endes des Kopffortsatzes mit dem Entoderm bei Reptilien zu sprechen; aus dem indifferenten Zellmaterial sondern sich nach ihm erst ziemlich spät wieder mesodermale und entodermale Bestandteile der beiden Keimblätter. Bei der Eidechse scheint mir das Verhalten einfacher zu sein; das schon gut ausgebildete untere Keimblat legt sich nur an das mittlere an, um sich bald von ihm zu trennen, und nur ganz vorn und seitlich treten beide in Verbindung, dort wird der Kopffortsatz in das Entoderm eingeschaltet.

Interessant ist, dass Strahl in einer Anmerkung seiner grossen Gastrulationsarbeit (1884) eine Serie erwähnt, welche unter dem Mesoderm eine vollständige Entodermlage zeigte, welcher das erste wie aufgelagert erschien, völlig in Übereinstimmung mit meiner Serie No. 17. Strahl bemerkt noch „diese

letzte Beobachtung erscheint nicht ohne Bedeutung für die Frage nach der Herkunft des vorderen Chorda-Endes und soll noch weiter verfolgt werden", doch ist er meines Wissens nicht auf diesen wichtigen Befund zurückgekommen. Auch seine Serie No. III liess Entodermreste unter der Chordaanlage erkennen.

Auch Lwoff nahm an, dass die Chorda ventral erst von Entoderm bekleidet ist, welches später zu Grunde geht; es scheint mir aber seine für das Schwinden des Entoderms angeführte Abbildung Fig. 57 nicht beweiskräftig zu sein, denn diese bezieht sich auf einen Schnitt nicht allzuweit kranial von der ventralen Öffnung des schon verkürzten (30 μ langen) Urdarms, also auf eine Gegend, in welcher früher sicher ein offener Urdarm sich befand; es ist dessen untere Wand, bestehend aus Mesoderm und Entoderm, welche hier schwindet, und über das Verhalten des unteren Keimblattes vor dem Archenteron erfahren wir nichts.

Die Anlage der Chorda, darin stimme ich mit Schauinsland völlig überein, ist also durchaus mesodermaler Natur. Dagegen konnte ich Wenckebachs Angaben von der Beteiligung des Entoderms am Aufbau der Rückensaite nicht bestätigen.

Auch lassen sich meine Befunde absolut nicht in Einklang bringen mit den Anschauungen Voeltzkows. Dieser Autor lässt bei Podocnemis madagascariensis wie bei Crocodilus madagascariensis die Bildung der Keimblätter in der Weise vor sich gehen, „dass sich aus dem unteren Keimblatt, dem Entoderm, durch Spaltung zwei Blätter bilden, das Mesoderm und das sekundäre Entoderm oder Enteroderm. . . . . Frei bleibt von dieser Spaltung nur die mittelste Partie, an welcher sich die Chorda ausbildet. Es tritt keine Abspaltung vom Material der Chordaanlage ein, vielmehr wird dieser Teil des Keimes von dem Enteroderm unterwachsen". Wir fanden die Rückensaite im ganzen Verlaufe von Entoderm, oder Entoderm und einer Lage Mesoderm bedeckt und konnten ihre Genese aus dem Kopffortsatz deutlich verfolgen. Allerdings war dies nur auf jüngeren Stadien möglich, als sie Voeltzkow vorlagen.

Bei dem Wachstum der Chorda, dessen Modus sich nicht direkt beobachten lässt, glaube ich auch nicht entodermale Elemente beteiligt. Sobald der Anschluss ihrer Spitze an das untere Keimblatt stattgefunden hat, ist ja eine Kontrolle über die

Beteiligung der Keimblätter unmöglich. Doch hat sie zu dieser Zeit das vordere Schildende, bis zu welchem sie sich später ausdehnt, noch nicht erreicht. Auch hier müssen wir uns mit Analogieschlüssen behelfen. In der grossen Keimscheibe Fig. 4 fand sich die freie Spitze des Kopffortsatzes 58 Schnitte vor der dorsalen Urdarmöffnung, etwa 45 Schnitte vom vorderen Rand der Ektodermplatte entfernt. In der kleinen Embryonalanlage Fig. 7 reicht die mediane Verdickung der unteren Keimschicht fast bis an den vorderen Rand der Ektodermplatte, und schon 12 Schnitte nach hinten von letzterer (49 vom Eingang in den Urdarm entfernt) lässt sich eine vollständige Entodermschicht unter dem Kopffortsatz unterscheiden, deren mutmassliches Schicksal oben besprochen wurde. Dies spricht dafür, dass auch bei dem Wachstum der Chorda nach vorn das Entoderm unbeteiligt bleibt, sei es nun, dass die Spitze des Kopffortsatzes über dem Entoderm kranial vorwächst und sich an den Stellen früherer Verlötung die beiden Keimblätter sofort wieder trennen, sei es, dass der Ort der Anlagerung stets das Vorderende der Chorda bezeichnet, welches durch ein Wachstumszentrum in der Umgebung des Canalis neurentericus unter der Ektodermplatte nach vorn geschoben wird. Soweit eine Entscheidung über das Wachstum der Chorda also möglich ist, wird man auch bei diesem Vorgange allein dem Mesoderm eine Rolle zusprechen.

Um noch einmal das über die Chorda dorsalis Gesagte kurz zu rekapitulieren, so ist es bekannt, dass sie dem mesodermalen Kopffortsatz, welcher von der Primitivplatte nach vorn wuchert, ihr Material zu verdanken hat. Im Bereiche des Urdarmes ist es der mittlere Teil der dorsalen Urdarmwand, welcher nach Schwinden des ventralen Bodens dieselbe aufbaut, und auch weiter vorn geht das Entoderm und eventuell noch einige mesodermale Zellen unter ihrer Anlage zu Grunde. Nur an der Spitze findet eine Vereinigung mit dem unteren Keimblatt statt, wie eine solche in der Länge der Chorda an den beiden Seiten sich früher etabliert so dass dieselbe jetzt in das Entoderm eingeschaltet erscheint und zumal nach vorn eine Grenze nicht wahrzunehmen ist. Später findet in der von Strahl beschriebenen

Weise wieder eine Unterwachsung der gebildeten Chorda von Seiten des Entoderms statt.

In der Tat eine eigentümliche Erscheinung, dass ein über einer Lamelle befindlicher Strang erst durch Schwinden des unter ihm liegenden Teils der Lamelle in dieselbe eingeschaltet wird und später wieder durch Unterwachsung dieser Zellmembran seine frühere isolierte Lage einnimmt. Was bedeutet dieser Vorgang? Bis jetzt ist meines Wissens eine biologische Erklärung desselben nicht gegeben worden, da es erst galt, den wichtigen Vergleich mit den entsprechenden Prozessen bei anderen Wirbeltieren durchzuführen. Ich möchte nun darauf hinweisen, dass durch das Schwinden des unteren Keimblatts die Chorda mit der subgerminalen Höhle in direkte Verbindung tritt, also von der Nährflüssigkeit direkt umspült wird. Da nun in der Zeit der Einschaltung die komplizierten Vorgänge der Bildung der Rückensaite vor sich gehen, eine Ordnung vorher unregelmässig nebeneinander liegender Zellen, so liegt der Gedanke nahe, die Notwendigkeit eines unmittelbaren Kontakts mit der subgerminalen Höhle für den Ablauf dieses Prozesses anzunehmen. Dann würde auch der kraniale Übergang des Kopffortsatzes in das Entoderm viel von seinem Befremdenden verlieren: er ist ebenso als eine Einschaltung der Chordaanlage in das untere Keimblatt anzusehen, wie die Übergänge an den Längsseiten des Stranges.

Ob dieser Erklärungsversuch bei späteren Untersuchungen sich als stichhaltig erprobt, ist abzuwarten; auch an einer anderen Stelle dieser Arbeit findet man eine ähnliche biologische Anschauung; sie macht nur Anspruch darauf, neben den phylogenetischen Erklärungen beachtet und diskutiert zu werden. Denn bis jetzt ist von der verlockenden, aber schwierigen Aufgabe, biologische Gesichtspunkte in die Embryologie hineinzutragen, noch zu wenig Gebrauch gemacht worden.

Werfen wir zum Schlusse noch einen Blick auf das dem Urdarm entsprechende Gebilde bei den Säugern, auf den Chordakanal, so finden wir, dass gerade die drei hier besprochenen Punkte geeignet sind, die Homologie zu stützen. Van Beneden schreibt in der Erklärung zu seinen Tafeln: „Es entsteht nachher in dem zuerst massiven Kopffortsatze eine

Höhle in Form eines Kanals." Es lässt dies wohl nicht daran zweifeln, dass hier ein Spaltungsvorgang gemeint ist. Noch besser als die Fledermaus, van Benedens Objekt, beweist dies z. B. das Meerschweinchen, bei dem Keibel nur ausnahmsweise eine dorsale Öffnung des Chordakanals fand, so dass von einer Invagination keine Rede sein kann. Bei Reptilien wie bei Säugern bildet sich der Urdarm demnach durch Dehiszenz einer soliden Anlage.

Beiden Tiergruppen ist ferner gemeinsam die mehrfache Öffnung der unteren Wand des Kanales; für das Kaninchen brauche ich nur auf Lieberkühns schöne Abbildungen hinzuweisen, welche die Wand mehrere Male durchbrochen zeigen; ähnlich lauten die Angaben van Benedens für die Fledermaus und Keibels für das Meerschweinchen.

Endlich schliesst Keibel in seiner Studie über die Entwicklung der Chorda bei Säugern das Entoderm von dem Bildungsvorgange aus; die gleiche Auffassung gibt sich in van Benedens Worten kund: „die Chorda bildet sich ausschliesslich aus der Oberwand des Kanals." Somit resultiert für Reptilien und Säugetiere eine mesodermale Anlage der Rückensaite.

Es sind dies natürlich nicht die einzigen Tatsachen, auf denen sich die Homologie des Urdarms der Reptilien und des Chordakanals der Säuger aufbaut, sondern nur einzelne Bausteine. Da nun die beiden Gebilde für gleichwertig zu erachten sind, so sollte man sie auch mit demselben Namen belegen und die an und für sich richtige Benennung Lieberkühns „Chordakanal", die eine Bildung sui generis zu bezeichnen scheint, fallen lassen. Verhält man sich gegen die Anwendung des Wortes Urdarm ablehnend, so suche man nach einem anderen treffenden; von den vorhandenen gibt weder „Mesodermsäckchen" noch „Invaginationshöhle" die Verhältnisse bei den Säugern wieder. Da ich für die Reptilien bei dem alten Namen Urdarm geblieben bin, so möchte ich diese nur gesicherte phylogenetische Verhältnisse andeutende Bezeichnung auch auf die Säuger übertragen, wie es O. Schultze in seinem Lehrbuch getan hat.

Breslau, den 13. November 1903.

Verzeichnis der angeführten Literatur.

1901. Ballowitz, E.: Die Gastrulation bei der Ringelnatter bis zum Auftreten der Falterform der Embryonalanlage. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 70.

1903. Boeke, J.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostier. I. Die Gastrulation und Keimblätterbildung bei den Muränoiden. Petrus Camper, Bd. 2, H. 2.

1902. Brachet, A.: Recherches sur l'ontogénèse des Amphibiens urodèles et anoures. Arch. de Biol., T. XIX.

1890. Corning, H. K.: Zur Frage der Blutbildung aus dem Entoderm. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36.

1889. Duval, M.: Atlas d'embryologie. Paris.

1901. Gerhardt, U.: Die Keimblattbildung bei Tropidonotus natrix. Anat. Anz., Bd. 20, No. 10 und 11.

1903. Hertwig, O.: Die Ergebnisse der Keimblattlehre. Handb. d. vergl. Entwicklungslehre, Lief. 14/15.

1899. Jablonowski, J.: Über die Bildung des Medullarstranges beim Hecht. Abh. u. Ber. k. Zool. u. Anthrop. Mus. Dresden.

1889. Keibel, Fr.: Zur Entwicklungsgeschichte der Chorda bei Säugern. Arch. f. Anat. u. Phys., anatom. Abt.

1901. Derselbe: Die Gastrulation und die Keimblattbildung der Wirbeltiere. Ergebn. d. Anat. und Entwicklungsgesch., Bd. X (1900).

1902. Krautstrunk, T.: Beiträge zur Entwicklung der Keimblätter von Lacerta agilis. Anat. Hefte, Bd. 18, H. 60.

1882. Kupffer, C.: Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere und die Bedeutung des Primitivstreifens. Arch. f. Anat. u. Phys., anat. Abt.

1882. Lieberkühn, N.: Über die Chorda bei Säugetieren. Arch f. Anat. und Phys., anatom. Abt.

1894. Lwoff, W.: Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbeltieren. Bull. soc. imper. des natur. de Moscou.

1891. Mehnert, E.: Gastrulation und Keimblätterbildung der Emys lutaria taurica. Morph. Arb., Bd. 1, No. 3.

1895. Derselbe: Zur Frage nach dem Urdarmdurchbruche bei Reptilien. Anat. Anz., Bd. 11.

1891. Mitsukuri, K.: Further Studies on the Formation of the Germinal Layers in Chelonia. Journ. Coll. Sc. Tokio., Vol. V.

1896. Derselbe: On the Fate of the Blastopore, the Relations of the posterior End of Chelonia etc. Ibid., Vol. X.

1886. Derselbe u. Ishikara: On the Formation of the Germinal Layers in Chelonia. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. XXVII.

1900. Peter, K.: Mitteilungen zur Entwicklungsgeschichte der Eidechse. I. Das Wachstum des Riechgrübchens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 55.

1901. Derselbe: Der Einfluss der Entwicklungsbedingungen auf die Bildung des Zentralnervensystems und der Sinnesorgane. Anat. Anz., Bd. 19.

1903. Derselbe: Bemerkungen zur Entwicklung der Eidechse. Anat. Anz., Bd. 24.

1899. Schauinsland, H.: Beiträge zur Biologie und Entwicklung der Hatteria nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Sauropsiden. Anat. Anz., Bd. 15.

1903. Derselbe: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. Zoologica, H. 39.

1903. Schücking, A.: Zur Physiologie der Befruchtung, Parthenogenese und Entwicklung. Arch. f. Phys., Bd. 97.

1881. Strahl, H.: Über die Entwicklung des Canalis myelo-entericus und der Allantois der Eidechse. Arch. f. Anat. u. Phys., anat. Abt.

1882. Derselbe: Beiträge zur Entwicklung von Lacerta agilis. Arch. f. Anat. u. Phys., anat. Abt.

1884. Derselbe: Über Wachstumsvorgänge an Embryonen von Lacerta agilis. Abhandl. Senckenb. Ges.

1903. Tur, J.: Sur la ligne primitive dans l'embryogénie de Lacerta ocellata Daud. Anat. Anz., Bd. 23, No. 8 u. 9.

1888. Van Beneden, E.: Demonstration seiner Tafeln über Blätterbildung, Chordakanal und die Gastrulation bei den Säugetieren. Verh. d. Anat. Ges., Anat. Anz., Bd. 3, S. 709.

1892. Virchow, H.: Das Dotterorgan der Wirbeltiere. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 40.

1901. Voeltzkow, A.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien IV. Keimblätter, Dottersack und erste Anlage des Blutes und der Gefässe bei Crocodilus madagascariensis. Abh. Senckenb. Ges., Bd. 26.

1883. Weldon, R.: Note on the early Development of Lacerta muralis. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. XXIII.

1891. Wenckebach, K. F.: Der Gastrulationsprozess bei Lacerta agilis. Anat. Anz., Bd. 6.

1892. Will, L.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. I. Anlage der Keimblätter beim Gecko (Platydactylus facetanus). Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 6.

1893. Derselbe: II. Die Anlage der Keimblätter bei der menorquinischen Sumpfschildkröte (Cistudo lutaria) Ibid., Bd. 6.

1895. Derselbe: III. Die Anlage der Keimblätter bei der Eidechse (Lacerta). Ibid., Bd. 9.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXI u XXXII.

Tafel XXXI.

Die Figuren 1—18 stellen bei 20facher Vergrösserung in auffallendem Licht gezeichnete Keimscheiben dar, von der Dorsalseite (a) oder in Ventralansicht (b).

Fig. 1. 10. 6. 00. 1 b, NT. No. 9. Erste Anlage der Urmunddelle, Primitivknoten im Schild gelegen.

Fig. 2. 28. 6. 02. 6. 1, NT.[1]) No. 15. Urmund tiefer eingesenkt, vordere Lippe mit scharfem Rand.

Fig. 3 a und b. 5. 6. 02. 1, NT. No. 16. 3 a Dorsal-, 3 b Ventralansicht. Primitivknoten zieht sich nach vorn aus, ohne ventrale Urdarmöffnung. Vorderes helles Feld durch grosse Dotterzellen gebildet.

Fig. 4 a und b. 30. 6. 02. 6, NT. No. 17. 4 a Dorsalseite, 4 b Ventralseite nur bis zum vorderen hellen Feld abgebildet. Urmund breiter Spalt, hintere Lippe mit seichter Mittelrinne. Chordastreifen läuft dem vorderen hellen Feld zu. Urdarm ventral durchgebrochen, untere Wand in strangartigen Resten vorhanden.

Fig. 5. 9. 6. 02. 2. 1, NT. No. 18. Urmund mit divergierenden seitlichen Längsschenkeln. Chordastreifen und erste Anlage von Mesodermflügeln.

Fig. 6 a und b. 9 6. 02. 2. 2, NT. No. 19. 6 a dorsal, 6 b. ventral Dorsalansicht ähnlich der Fig. 5. Ventralansicht zeigt den mehrfach durchgebrochenen Urdarm. Vorderes helles Feld.

Fig. 7. 30. 6. 02. 1. 1, NT. No. 21. Kleiner schärfer begrenzter Embryonalschild mit eng-hufeisenförmigem Urmund und schwach durchscheinendem Chordastreifen, ohne sichtbare Mesodermflügel.

Fig. 8. 30. 6. 02. 1, 2. Urmundgegend, ähnlicher Typus wie Fig. 7. Querspalt mit langen, tief einschneidenden geschwungenen Seitenfurchen.

Fig. 9. 31. 6. 02. 1, NT. No. 22. Kleiner, scharf begrenzter Schild mit engem Urmunde und schwach durchschimmernden Chordastreifen und Mesodermflügeln.

Fig. 10 a und b. 22. 6. 00. 4, NT. No. 22 a. 10 a dorsal, 10 b ventral. Geschwungene Urmundspalte, Chordastreifen und breite Mesodermflügel. Ventrale Urdarmöffnung, scharf begrenzt in Nische.

Fig. 11. 10. 6. 00. 2. 1, NT. No. 23. Urmund etwas gebogen, seichte Seitenrinnen. Chordastreifen verliert sich im vorderen hellen Feld, Mesodermflügel sind nach vorn gewachsen. Ausserembryonales Mesoderm gut sichtbar.

Fig. 12. 22. 6. 02. 2, NT. No. 24. Urmundspalte mit kurzen Längsschenkeln. Mesodermflügel der Mittellinie näher gerückt, breiter Chordastreifen.

Fig. 13. 22. 6 02. 1, NT. No. 25. Schild länglich, Seitenschenkel des Urmunds etwas länger. Mesodermschenkel nicht sehr weit nach vorn gewachsen.

Fig. 14 a und b. 22. 6. 02. 3, NT. No. 26. 14 a Dorsalansicht, 14 b Ventralansicht. Urmund quergestellt, hintere Lippe mit Längsrinnen. Mesodermflügel nach vorn gewachsen. Andeutung der Medullarrinne.

---

[1]) Die Zahl nach NT. gibt die Nummer der Serie in der Normentafel an.

Fig. 15. 28. 6. 02. 7. 1, NT. No. 27. Schild länglich. Mesodermflügel reichen weit nach vorn. Urmund schmäler. Medullarrinne deutlicher.

Fig. 16. 28. 6. 02. 7. 3, NT. No. 28. Embryonalanlage sehr schmal, undurchsichtiger. Urmund sehr eng. Mesoderm reicht weit nach vorn. Medullarrinne verlängert.

Fig. 17. 9. 6. 98. β, 1. NT. No. 30. Länglicher Schild, die Chorda nicht und die Mesodermflügel kaum noch durchscheinend. Medullarrinne. Urmund sehr schmal.

Fig. 18. 19. 6. 99. A. 1, NT. No. 32. Medullarwülste mit Rinne, vorn scharf abgesetzt gegen die vordere Amnionfalte. Urmund läuft kaudal in tiefe Falte aus.

Tafel XXXII.

Fig. 19—22 geben Querschnitte durch einige Keimscheiben in 165-facher Vergrösserung wieder. Sie folgen in kaudal-kranialer Richtung aufeinander. Nur die mittleren Teile sind dargestellt.

Fig. 19 a—e. Schnitte durch den Embryonalschild Fig. 3.

19 a. Urdarm mit dünner, zweischichtiger Wand. Der von × nach rechts befindliche Teil des Lumens besteht nur auf zwei Schnitten.

19 b. Vor der ventralen Urdarmmündung: Kopffortsatz solid, ventral vom Entoderm bedeckt; seitlich sucht er sich an letzteres anzulegen und hat bei × schon den Zusammenhang des unteren Keimblatts gesprengt.

19 c. Kopffortsatz, aus wenigen Zellen bestehend, sucht seitlich Anschluss ans Entoderm.

19 d. Vorderste Zellen des Kopffortsatz mit dem Entoderm verlötet.

19 e. einschichtiges Entoderm vor dem Ende des Kopffortsatzes.

Fig. 20 a und b. Zwei Schnitte durch eine demselben Uterus wie Fig. 4 entnommene Keimscheibe.

20 a. im Bereich des mehrfachen Durchbruchs des Vorderdarms. Die ventrale Wand besteht aus Mesoderm und Entoderm; zwei Lücken im Bild.

20 b. Chordaanlage, ventral von zwei Schichten glatter Zellen bedeckt (Mesoderm und Entoderm), die eine Strecke weit fehlen.

Fig. 21. Schnitt durch die Keimscheibe der Fig. 7, 24 Schnitte (à 10 μ) vor der ventralen Urdarmöffnung. Solider Kopffortsatz ventral mit einer nicht vollständigen Lage Entoderms überzogen.

Fig. 22 a—c. Drei Schnitte durch die Keimscheibe der Fig. 4, kranial vom Ventraldurchbruch des Urdarmes. Links grosse Entodermzellen des vorderen hellen Feldes.

22 a. Spitze des Kopffortsatzes mit Entoderm verlötet. Entoderm deutlich unterscheidbar.

22 b. Äusserste Spitze des Kopffortsatzes liegt frei über dem vollständigen Entoderm.

22 c. Einschichtiges Entoderm vor der Spitze des Kopffortsatzes.

Über die Nerven der Sclera.

Von

Prof. Dr. med. A. Agababow.

Hierzu Tafel XXXIII.

Mit dem Studium der Nerven der Sclera haben wir uns in den Jahren 1891—93 beschäftigt und einige von den bei der Untersuchung erhaltenen Resultaten sind in vier Thesen unserer Dissertation[1]) angeführt worden. Bei späteren wiederholten Untersuchungen (1895—1896) bekamen wir noch neue Ergebnisse; leider hatten wir aber keine Möglichkeit, dieselben seinerzeit publizieren zu können. Da erschien im August 1900 im „Anatomischen Anzeiger" ein Artikel von Prof. A. Smirnow[2]) über dieselbe Frage und es dünkte uns anfänglich, dass eine Veröffentlichung unserer Arbeit nun überflüssig wäre. Eine genauere Prüfung ergab jedoch, dass noch einzelne Punkte, betreffend die Frage der Innervation der Sclera durch unsere Befunde geklärt und ergänzt werden könnten.

Die Untersuchung der Nervenausbreitungen und Nervenendigungen in der Sclera kann man am bequemsten an Flächenpräparaten durchführen und zu diesem Zwecke scheint die Methode der Behandlung mit Methylenblau in vivo unserer Meinung nach einzig praktisch zu sein. In gelungenen Fällen färben sich die Nerven mit Methylenblau bis in ihre feinsten Verzweigungen und Endigungen hinein intensiv-violett, während das ganze umgebende Gewebe eine schwachgelbliche Farbe von pikrinsaurem Ammoniak annimmt; die Goldfärbung aber oder die Silberimprägnation nach Golgi eignet sich zu diesem Zwecke vor allem deshalb nicht, weil feine Nervenfäden dabei nicht zum Vorschein kommen und weil sich noch andere Gewebsteile ausser den Nerven (mit Gold) färben und sich mit Silberniederschlägen verdecken, wodurch das ziemlich dicke Flächenpräparat der Sclera schliesslich noch weniger durchsichtig erscheint. Es wundert uns daher nicht, dass Bach[3]) bei seinen Unter-

[1]) Agababow: Über die Nervenendigungen im Ciliarkörper bei den Säugetieren und dem Menschen (russisch), Kasan 1893.

[2]) Smirnow: Anatomischer Anzeiger 1900, VIII.

[3]) Bach: Archiv f. Augenh., XXXIII.

suchungen nur die von Helfreich[1]) und Königstein[2]) erhaltenen Resultate bestätigen konnte. Dank der unbedeutenden Dicke und hinreichenden Durchsichtigkeit der Netzhaut und Chorioidea, namentlich bei weissen Kaninchen und Katzen, kann man zwar die Untersuchung bei Intaktheit aller dieser Augenhäute ausführen, aber um eine grössere Klarheit des Innervationsbildes zu bekommen, ist es besser, vorher die Sclera von den umgebenden Teilen zu befreien. Zu diesem Zwecke zerschneidet man nach der Anwendung des Färbemittels in vivo — den enukleierten Augapfel in äquatorialer, besser noch in meridionaler Richtung, weil das letztere für die Untersuchung der Nervenausbreitung der ganzen Augenachse entlang am geeignetsten ist. Sodann löst man mittels zweier Pinzetten die Sclera von dem ganzen tractus ulvealis samt der Netzhaut bis zum Sehnerveneintritt ab, wo die Befestigung dieser Teile mit einer Schere abzutrennen ist. Die Hornhaut ist dicht am Limbus abzuschneiden, oder auch, wenn sie nicht stark gequollen ist, mit der Sclera intakt stehen zu lassen. Hierauf ist es notwendig, an einigen Stellen Einschnitte in die Sclera zu machen, um ein möglichst glattes und faltenloses Flächenpräparat zu erhalten, welches sich dann auf dem Objektträger leicht ausbreiten lässt.

Wenn die Färbung nicht fixiert, also das Präparat noch nicht vollständig hergestellt ist, muss man dasselbe mit physiologischer Kochsalzlösung oder mit schwacher Methylenblaulösung befeuchten, um die Nervenfärbung unter dem Mikroskop beobachten zu können. Ist aber die Färbung bereits fixiert, so wird das Präparat, das in einer Lösung, bestehend aus einigen Tropfen Glyzerin und einer schwachen Lösung von pikrinsaurem Ammoniak schwimmt, mit einem Deckglas bedeckt, und es ist dann zur Untersuchung fertig. Die ausführliche Untersuchung der Nerven muss man jedoch um einige Tage verschieben, bis eine möglichst vollständige Aufhellung des Präparates eingetreten ist.

Allein wie sorgfältig wir auch die Sclera von den umgebenden Teilen isolieren, so bleibt sie trotzdem mit mehreren

---

[1]) Helfreich: Über die Nerven der Konjunktiva und Sclera. Würzburg 1870.

[2]) Königstein: Über die Nerven der Sclera. Archiv f. Ophthalm., Bd. XVII, 3, 1881.

derselben teilweise im Zusammenhange; so bemerken wir auf der Aussenfläche mit ihr fest verbundene Teile der äusseren Muskelsehnen, auf der Innenfläche einzelne der Sclera selbst angehörige Gefässstämmchen, sowie Gefässteile, welche in der Richtung zur Chorioidea liegen; wir sehen ferner auch die Lamina suprachorioidea oder fusca in ihrer grössten Ausdehnung an der Sclera angehaftet bleiben und endlich einzelne Nervenbündel und Nervenfasern, welche von der Eintrittsstelle des Sehnerven zur Hornhaut hinziehen und unterwegs Kollaterale an die Chorioidea, an den Ciliarkörper, an die Iris, Kornea und zum Teil an die Sclera selbst abgeben. Selbstverständlich können wir, indem wir die Ausbreitung und Endigungen der Nerven in der Sclera beschreiben, unmöglich die Innervation auch der erwähnten Teile, mit welchen diese Augenhaut verbunden bleibt, mit Stillschweigen übergehen.

Wir erachten es als überflüssig, die Methode der Nervenfärbung mit Methylenblau in vivo hier ausführlich anzugeben, denn man findet eine ausführliche Beschreibung derselben mit sämtlichen Modifikationen in den Arbeiten von Arnstein[1]), Dogiel[2]), Smirnow[3]), Tepliaschin[4]), Iwanow[5]), Timafejew[6]) u. a., welche sich bei der Nervenuntersuchung verschiedener Organe dieser Methode bedient haben; die Modifikationen dieses Verfahrens, welche sich bei der Färbung und Untersuchung der Augennerven als durchaus notwendig erwiesen, sind in unserer obenerwähnten Arbeit angegeben worden. Deshalb halten wir es für nötig, hier nur auf diejenigen Modifikationen dieses Verfahrens hinzuweisen, welche uns die besten Resultate gaben und daher für die Nervenuntersuchung der Sclera und ihrer umgrenzenden Teile am geeignetsten erschienen. Mit Hilfe der Injektion von 1—3 % Methylenblaulösung kann man eine

---

[1]) Arnstein: Anat. Anz., No. 5 und 17, 1887.

[2]) Dogiel: Archiv f. mikr. Anat., Bd. 37.

[3]) Smirnow: Beiträge zur Histologie des peripheren Nervensystems der Batrachier. Kasan 1891 (russisch).

[4]) Tepliaschin: Zur Lehre von der histologischen Veränderung der Netzhaut nach Verletzungen. Kasan 1893 (russisch).

[5]) Iwanow: Über die Nervenendigungen in den Bindegewebshäuten. Kasan 1893 (russisch).

[6]) Timafejew: Über die Nervenendigungen in den Genitalien des Mannes. Kasan 1896 (russisch).

ziemlich intensive Färbung der Nerven bis in deren feinste Verzweigungen hinein erhalten. Auf diesem Wege bekamen wir die auf der Tafel abgebildeten Nervenpräparate der Sclera, von denen Fig. 1 die Nervenendigungen der Sclera im Äquatorialgebiete des Auges, Fig. 4 das Verhältnis eines varikösen Nervenfadens zu einer Zelle der Sclera, und Fig. 5 ein Netz aus den feinsten Körnchenfasern in der Lamina fusca sclerae darstellt. Die Färbung der Nerven dieser Scleralteile erhielten wir mittels Injektion einer 3% Methylenblaulösung in die Karotis; aber die Fig. 4, welche auch Nervenendigungen in der Sclera nahe dem Äquator des Auges darstellt, ist die Abbildung eines Präparates, das mittels einer 1% Methylenblaulösung gefärbt wurde. Der Unterschied in der Konzentration der Methylenblaulösungen war in diesen Fällen nicht von wesentlicher Bedeutung, da sich die Nerven fast gleich intensiv färbten und ziemlich deutlich hervortraten. Das einzige Übel bei solchen Injektionen besteht unserer Meinung nach darin, dass sich die feinen Gefässe dabei nicht selten überfüllen und bei unvorsichtigem Druck beim Injizieren platzen; alsdann verwischen starke Lösungen der Farbe, indem sie die Gefässe und die umliegenden Gewebsteile überschwemmen, das Bild der Nervenverästelungen. Deshalb geben die Arnsteinschen Modifikationen dieser Methode bei der Untersuchung jener Scleralteile, wo viele Gefässe vorhanden sind, sowie bei der Untersuchung der Vasomotoren selbst und der Ganglienzellen die besten Resultate, d. h. wenn man die Farblösung nach der Enukleation des Auges in den aufgehängten Corneoscleralsack eingiesst und die Farbe allmählich das Gewebe durchtränken lässt. Die Einzelheiten in der Anwendung dieses Verfahrens sind in dem Werke von Arnstein[1]) beschrieben und die geringen Ergänzungen, welche wir zu machen uns erlaubten, sind in unserer obenerwähnten Arbeit angegeben.

Auf diesem Wege bekamen wir eine deutliche Nervenfärbung im Vorderteil der Sclera — im Bereiche des Ciliarmuskels (s. Fig. 3), die Färbung der Vasomotoren und Ganglienzellen in den Gefässen der Sclera und Chorioideae (s Figg. 6 und 7).

[1]) Zur Frage über die Nervenendigungen in der Hornhaut. Arbeiten d. Gesellsch. der Naturforscher an der kaiserl. Universität zu Kasan, Bd. 20 (russisch).

An den in dieser Weise erhaltenen Präparaten kann man sich überzeugen, dass die Sclera genügend mit Nerven versehen ist. wenn diese auch nicht so reich vorhanden sind wie im tractus ulvealis. Diese Nerven sind hinsichtlich ihrer Verteilung, ihrer Endigungen und ihrer Beziehung zu den umgebenden Teilen verschiedener Natur. So kann man auf Grund der erhaltenen Ergebnisse die Nervenendigungen in der Sclera unterscheiden, als

1. sensible,
2. trophische,
3. Vasomotoren, mit welchen auch die Ganglienzellen angetroffen werden und
4. die Nerven der Lamina fusca.

1. Die sensiblen Nerven und ihre Endigungen beobachtet man fast in der ganzen Ausdehnung der Sclera; sie sind ausschliesslich markhaltig. Einzelne Fasern derselben, welche sich von mehr oder weniger dicken Nervenstämmchen abzweigen, verlieren die Markschicht kurz vor ihrer Endigung. Das grösste Interesse bieten die verschiedenen Formen dieser Endigungen, welche sich weit ausbreiten und in mannigfachen Richtungen verlaufen. Dem Anscheine nach ist diese oder jene Form derselben in keiner bestimmten und grossen Abhängigkeit von demjenigen Teile der Sclera, in welchem sie beobachtet wird. Jedenfalls fanden wir an mehreren Präparaten annähernd gleichartige Endigungen sowohl im vorderen, mittleren und hinteren Teile der Sclera, als auch verschiedenartige Formen in einem und demselben Scleralteile. Die hier dargestellten Figuren sind Abbildungen von Präparaten der Nervenendigungen im mittleren oder äquatorialen Teile der Sclera. An ihnen kann man sehen, wie die markhaltigen Fasern (d) unweit des Nervenstämmchens das Mark verlieren und in Endigungen verschiedener Form ausstrahlen. So haben wir in der Fig. 1 eine verhältnismässig einfache Endigungsform (a) in der Gestalt eines feinen varikösen Fadens, der mit einer Verdickung endet; letztere unterscheidet sich durch etwas grössere Dimensionen von den gewöhnlichen Varikositäten, welche man dem ganzen Faden entlang beobachtet. Bei b ist die Nervenendigung jedoch komplizierter, da sie hier eine pinselartige Sammlung feinster variköser Fäden darstellt.

Noch komplizierter und, wenn man so sagen kann, noch seltsamer finden wir die in der Figur 2 dargestellten Nerven-

endigungen von einem Präparate, das ebenfalls aus dem Äquatorialgebiete der Sclera herstammt. Hier beobachtet man ausser den soeben beschriebenen Endigungen in Gestalt variköser Verdickung (a) auch solche Verdickungen von beträchtlichen Dimensionen und unregelmässiger Beschaffenheit (c) und endlich eine äusserst komplizierte Endigung in Form eines vollständigen Fadennetzes, welches sich über ein grosses Gebiet erstreckt (h). Die von diesem Netze ausgehenden einzelnen feinsten Fädchen enden ebenfalls mit Verdickungen (Plaques).

Alle soeben beschriebenen Nervenendigungen sind in der Sclera über ein ziemlich grosses Gebiet verbreitet, und wie man es auch an den Abbildungen sehen kann, stehen sie sämtlich in keiner wenigstens unterscheidbaren gegenseitigen Verbindung mit den benachbarten Teilen, sondern sie gehören anscheinend dem ganzen Gewebe an. Nach der Anologie mit ähnlichen Endigungen in anderen Geweben, z. B. in den Hirnhäuten (Iwanow) stellen dieselben sensible Endapparate der Sclera dar. Ausser in der Äquatorialpartie der Sclera findet man derartige Endigungen auch in den anderen Bereichen dieser Augenhaut, und zwar nach dem vorderen und hinteren Augenpol. Es ist daher nicht notwendig, dieselben besonders zu beschreiben.

Allein im Vorderteil der Sclera, nämlich im Gebiete des Ciliarkörpers (s. Fig. 3), bemerken wir bei der Anordnung der Nerven und deren Endigungen manche Besonderheit. An dieser Stelle sieht man von einem im Scleralgewebe liegenden markhaltigen Nervenstämmchen ein Faserbündel ausgehen, welches zirkulär, entsprechend der Lage des Ciliarkörpers, verläuft; diese Fasern lassen sich auch längs des ganzen Präparates, welches die eine Hälfte des Scleralsackes in meridionaler Richtung ist, verfolgen. Nach vorn und nach hinten gehen von diesem Bündel feine Fäserchen aus, die nach baldigem Markverlust die bereits oben beschriebenen Endigungsformen aufweisen, nämlich die für die sensiblen Nerven charakteristische keulenförmige Endigung (a) und die platte Verdickung (Plaques) grösserer (c_1) oder kleinerer Dimension (c).

In der beigefügten Figur sind feine variköse Fäden und ihre Endigungen, welche von der einen Seite des Nervenbündels ausgehen, abgebildet; an der anderen Seite des Nervenbündels sind nur Teile der varikösen Fäden ohne ihre En-

digungen dargestellt, weil letztere den bereits geschilderten ähnlich sind.

Wegen der so zahlreich vorhandenen Nerven muss der vordere Teil der Sclera eine beträchtliche Sensibilität besitzen; und zwar eine bedeutend grössere, als die übrigen Scleralgebiete, da man in verhältnismässig geringer Entfernung sehr viel Nerven und Nervenendigungen beobachtet, welche ein gewisses System oder eine Gruppe bilden und untereinander in bestimmter Weise verbunden sind, während in den anderen Teilen der Sclera verschiedenartige Nervenendigungen ziemlich weit voneinander und nicht in solcher Regelmässigkeit geordnet liegen. Es scheint uns, dass eine verhältnismässig so grosse Anzahl von Nerven hier keine geringe Bedeutung haben muss in physiologischer, wie auch besonders in pathologischer Beziehung, nicht nur hinsichtlich der Sclera selbst — beispielsweise bei ihren Entzündungen —, sondern auch betreffend den sehr empfindlichen Teil des tractus ulvealis und auch den Ciliarkörper, welcher gerade von dieser Seite her gegen äussere schädliche Einflüsse relativ wenig geschützt ist.

2. Zu den trophischen rechnet man diejenigen Nerven, welche in gewisse Beziehungen zu bestimmten Teilen der Sclera treten, nämlich zu den Gewebszellen, auf deren Oberfläche sie enden. Fig. 4 zeigt uns, wie sich ein feiner kleinvariköser Faden von einer Nervenfaser an jener Stelle, wo das Mark aufhört, abzweigt und sich nach weiterem Verlauf zu einer Scleralzelle begibt; er teilt sich hier in zwei feinste Fädchen, welche über die Oberfläche der Zelle hinwegziehen und daselbst endigen.

3. Die Vasomotoren der Scleralgefässe färben sich in gelungenen Fällen sehr deutlich. Hier, wie auch in den Gefässen der Chorioidea und anderer Augenteile sieht man von dem adventitialen Nervengeflecht Ästchen ausgehen; diese dringen in die Gefässwand ein, von wo ihre sehr feinen Fädchen zur Muskelschicht gehen und dort auf der Oberfläche der Muskelzellen enden. Ausser den Vasomotoren der verhältnismässig gröberen Arterien, welche sich auf der Innenfläche der Sclera befinden, gelang es uns, auch Ganglienzellen zu beobachten, deren Fortsätze mit den das Gefäss umschlingenden marklosen Nerven in Verbindung standen. In nicht allzu grosser Menge, und zwar auch nur an zwei Präparaten haben wir dieselben beobachten

können; sie sind in Fig. 6 bei schwacher Vergrösseruug abgebildet. Hier ist auch der ziemlich dicke Nervenstamm zu sehen, welcher der Arterie parallel eine grosse Strecke lang verlief, ohne seinen Durchmesser merklich zu ändern; nur an jener Stelle, wo der Nervenstamm das Gefäss kreuzt, ist sein Querdurchmesser etwa $2^1/_2$ mal grösser und die Nervendicke dementsprechend kleiner geworden. Solch eine Art Nervenabplattung auf der Gefässbahn wurde auch in anderen Gebieten beobachtet und ihre Bedeutung ist schon von den Histologen hinlänglich erklärt worden.

Um uns die Ganglienzellen und ihre Beziehung zu den Vasomotoren möglichst klar zu veranschaulichen, haben wir Fig. 7 von einem Präparat der Aderhaut, in dem die Nerven nach der oben geschilderten Arnsteinschen Methode gefärbt sind, hinzugefügt. Hier liegen die Ganglienzellen sowohl vereinzelt als auch in Gruppen. Ihre ausführlichere Beschreibung ist von uns schon früher in der obenerwähnten Arbeit gegeben worden.

4. Ausser den soeben beschriebenen Nerven verdienen auch noch die Verästelungen feinster Nervenfäden in der Lamina fusca und ihr Verhältnis zu den Endothelzellen unsere Aufmerksamkeit (s. Fig. 5).

An sehr vielen Präparaten der Sclera von Kaninchen und weissen Katzen beobachtet man (wie in der Figur dargestellt ist) feinkörnige Nervenfäden, welche deutlich von einem markhaltigen Nervenstamm ausgehen und, indem sie sich untereinander verflechten und vereinigen, Netze bilden, in deren Schlingen die Endothelzellen (e) liegen. Wir sprechen von Netzen und nicht von Geflechten eben deshalb, weil die Nervenfädchen an den Kreuzungsstellen nicht übereinander hinwegziehen; sie liegen folglich nicht in verschiedenen Ebenen, sondern lassen vielmehr, wie fein die Fädchen auch waren, dennoch deutlich wahrnehmen, dass sie hier sozusagen zusammenfliessen und daher tritt an diesen Punkten überall eine gröbere Varikosität der Fäden hervor. Ob sich der Einfluss dieses Nervennetzes nur auf die Endothelzellen beschränkt oder ob er sich auch auf die Lamina fusca ausdehnt und eine Bedeutung auch für den ganzen Suprachorioidalraum hat, kann man gegenwärtig nicht mit Bestimmtheit sagen, doch erscheint die letztere Voraussetzung wohl höchstwahrscheinlich.

(Diese Arbeit ist in russischer Sprache bereits erschienen.)

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXIII.

In allen Figuren sind bezeichnet:

mit d. markhaltige Nervenstämmchen.
„ a. Nervenendigung in Gestalt einer varikösen oder keulenförmigen Verdickung.
„ c. Nervenendigung in Gestalt von Verdickungen oder Plaques.
„ c_1 ebensolche Endigungen wie c., aber von grossen Dimensionen.
„ f. eine pinselförmige Nervenendigung.
„ h. eine mehr komplizierte Endigung in Netzform.
„ b, b. einzelne variköse Nervenfäden, deren Endigungen nicht in der Figur dargestellt sind.
„ k. eine Gewebszelle der Sclera.
„ e. Endothelzellen der Lam. fusca.

Fig. 1. Nervenendigungen in der Sclera, nahe dem Äquator des Auges von einem weissen Kaninchen; Injektion in die Karotis mit 3 % Methylenblaulösung. Reichert Ok. 3, Obj. 8.

Fig. 2. Nervenendigungen ebenso im mittleren Scleralteile des Auges eines weissen Kaninchens; Injektion mit 1 % Methylenblau. Zeiss Ok. 12, Obj. 8.

Fig. 3. Nervenendigungen im Vorderteile der Sclera vom weissen Kaninchen. Färbung nach Prof. K. A. Arnstein, die Methylenblaulösung 1 : 10000. Reichert Ok. 3, Obj. 8.

Fig. 4. Das Verhalten eines Nervenfadens zu einer Scleralzelle (von einer weissen Katze). Injektion mit 3 % Methylenblau. Reichert Ok. 3, Obj. 8.

Fig. 5. Nervenfäden in der Lam. fusca (weisse Katze) mit Endothelzellen (e). Injektion von 3 % Methylenblau. Reichert Ok. 2, Obj. 4.

Fig. 6. Vasomotoren und Ganglienzellen der Gefässe (Kaninchen). Reichert Ok. 3, Obj. 4.

Fig. 7. Vasomotoren und Ganglienzellen der Chorioidalgefässe eines weissen Kaninchens. Färbung mit Methylenblau 1 : 10000 nach K. A. Arnstein.

Aus dem I. anatomischen Institut der Universität Budapest.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Histologie der männlichen Harnröhre.

Von

Dr. med. **Franz Herzog.**

Hierzu Tafel XXXIV, XXXV und XXXVI.

Auf Anregung des Herrn Prof. Dr. M. v. Lenhossék unternahm ich eine Untersuchung über die Entwicklung und Histologie der männlichen Harnröhre, mit Benützung ausschliesslich menschlichen Materials. Von Embryonen standen mir 16 Exemplare zur Verfügung, und zwar solche von folgenden Rumpflängen: 20, 28, 31, 40, 45, 57, 60, 65, 68, 70, 72, 80, 105, 120, 180, 190 mm. Es sind das — mit Ausnahme des jüngsten Exemplares — Stadien, in denen sich das Geschlecht, teils auf Grund der Untersuchung der Keimdrüsen, teils schon durch das Verhalten der äusseren Geschlechtsorgane mit Bestimmtheit feststellen lässt. Mit Ausnahme derjenigen von 31, 40 und 57 mm Rumpflänge waren alle Embryonen männlichen Geschlechtes. Die meisten dieser Embryonen befanden sich in einem vortrefflichen Konservierungszustand und eigneten sich für alle Seiten der Untersuchung; für einige traf dies allerdings nicht zu, welche dann nur für das Studium der äusseren Formentwicklung der Geschlechtsorgane verwendet werden konnten. Die zumeist in Zenkerscher Lösung fixierten Embryonen wurden stets mit Hämalaun durchgefärbt, die Schnitte bei jüngeren Stadien mit Erythrosin, bei älteren (zum Nachweis der glatten Muskulatur) mit Pikrofuchsin nach van Gieson nachgefärbt. Die in Paraffin eingebetteten Objekte wurden in Serien von 20 μ zerlegt: eine Schnittdicke, die dünn genug ist, um noch feinere histologische Details erkennen zu lassen und dick genug, um das Ausfallen von Schnitten zu verhindern. Als Schnittrichtung wählte ich die sagittale und frontale; letztere erwies sich im allgemeinen ergiebiger für die Zwecke der Untersuchung, vor allem auch geeigneter zur Anfertigung von Rekonstruktionen.

Vor dem Einbetten wurden die äusseren Geschlechtsteile eines jeden Embryos genau gezeichnet und beschrieben. Die wichtigsten Dienste leistete mir bei meinen Untersuchungen die Rekonstruktionsmethode, und zwar sowohl die graphische, wie das Plattenmodellierverfahren. Letzteres ist mühevoller, weist aber schönere Resultate auf. Selbst in Bezug auf die äusseren Formverhältnisse der äusseren Geschlechtsteile erkennen wir an den Wachsmodellen Einzelheiten, die sich der einfachen Lupenuntersuchung entziehen, nicht so sehr wegen der Kleinheit des Objekts, als vielmehr wegen der Durchsichtigkeit der Teile. Ich verfertigte Wachsmodelle der äusseren Geschlechtsorgane der Embryonen von 20, 68 und 105 mm Rumpflänge. Modelle, die auch die inneren Verhältnisse erkennen lassen; ausserdem stellte ich Modelle her zur Untersuchung der Entwicklung der Urethraldrüsen.

Zur Untersuchung der Histologie der Urethra diente als Hauptobjekt die Harnröhre eines zweijährigen Knaben, die von der äusseren Mündung bis zur Harnblase in eine lückenlose Serie von 1900 Schnitten zerlegt wurde. Die Schnitte wurden mit Hämalaun und Pikrofuchsin gefärbt. Die Notwendigkeit der Bevorzugung des kindlichen Materiales ergab sich aus der grossen technischen Schwierigkeit, mit der die Anfertigung einer vollkommenen Serie aus der Harnröhre eines erwachsenen Individuums verbunden wäre: müsste doch die entwickelte, 24 cm lange männliche Harnröhre bei einer Schnittdicke von 30 μ 8000 Schnitte ergeben. Zur Kontrolle der bei dem zweijährigen Knaben gewonnenen Ergebnisse fertigte ich aus der Urethra zweier Männer zahlreiche Schnitte aus verschiedenen Gegenden an. Es ergab sich, dass in Bezug auf die histologischen Verhältnisse der Urethra wesentliche Unterschiede zwischen dem zweijährigen Knaben und den Erwachsenen nicht vorhanden sind; die bestehenden Differenzen beschränken sich auf die Menge der Muskulatur und auf die Grösse der Drüsen, sind also lediglich quantitativer Natur. Zur Feststellung der topographischen Anordnung der Drüsen und Muskulatur der Harnröhre leistete die graphische Rekonstruktionsmethode treffliche Dienste; mit dieser Methode wurde Fig. 29 gewonnen (die Reproduktion ist im Vergleich zur Originalzeichnung auf $^1/_3$ verkleinert), die im Laufe dieser Arbeit ausführlich beschrieben werden soll.

I. Entwicklungsgeschichtliches.

1. Entwicklung der Harnröhre.

Die äusseren Geschlechtsorgane des kleinsten von mir untersuchten Embryos, desjenigen von 20 mm Länge (Fig. 1 u. 9), befinden sich noch in dem „geschlechtlich indifferenten" Stadium, worunter freilich nur soviel zu verstehen ist, dass der Geschlechtscharakter an ihnen unserer Feststellung noch nicht zugänglich ist; ich kann hinzusetzen, dass bei diesem Embryo auch die Sexualdrüsen in ihrer Entwicklung noch nicht so weit vorgeschritten sind, dass man an ihnen das Geschlecht des Embryos mit Bestimmtheit erkennen könnte. Der Genitalhöcker stellt sich als ein 1,5 mm langer, an der Basis 1 mm breiter, ungefähr kegelförmiger Vorsprung dar; seine Längsachse steht senkrecht zur Längsachse des Rumpfes; an seiner unteren Fläche zieht eine seichte Furche zum After hin. Vor dem vorderen Ende dieser Furche, an der Spitze des Gliedes ragt ein kleines, unregelmässig geformtes, aus Epithelzellen bestehendes Knötchen: das bekannte Epithelhörnchen hervor. Hinter dem Genitalhöcker erkennt man eine quer verlaufende Furche, die sich seitlich bogenförmig nach vorn krümmt; in ihr liegt der After. Vor den seitlichen Teilen dieser Furche treten zu beiden Seiten des Genitalhöckers rundliche Erhebungen hervor: die ersten Andeutungen der äusseren Geschlechtsfalten. Hinter dem After folgen zwei symmetrische Höckerchen: die Analhöcker Reichels; dahinter endlich befindet sich eine quere, nach vorn konvexe Furche, welche den hinter ihr liegenden Schwanzhöcker nach vorn begrenzt. Dieser tritt ziemlich scharf hervor, an seiner Spitze mit einem aus Epithel und Bindegewebe bestehenden Hörnchen versehen. Der Sinus urogenitalis (s. Fig. 10) erscheint bei diesem Stadium noch nicht geöffnet; er ist, wie dies Längsschnitte zeigen, in seinem unteren Teil noch vollkommen von Epithel ausgefüllt.

Die Untersuchung der Schnittserie ergibt ferner, dass die Wolffschen Gänge sich mit starker Krümmung nach vorn biegen und unter rechtem Winkel in den Sinus urogenitalis münden; der proximale Teil der Müllerschen Gänge ist schon vorhanden, ihr distales Ende dagegen noch nicht bis zum Sinus urogenitalis hinabgewachsen. Die den unteren Teil des Sinus urogenitalis ausfüllenden Epithelzellen gehen nach vorn unmittel-

bar in jene Epithelleiste über, die, entsprechend der vorhin erwähnten seichten Furche, an der unteren Fläche des Genitalhöckers dahinzieht. Diese Epithelleiste ist das Urethralseptum. Dieses Septum senkt sich als eine verhältnismässig schmale Leiste von der unteren Fläche des Genitalhöckers ungefähr bis zur Mitte seines Querschnittes hinein, und teilt so dessen untere Hälfte in zwei gleiche Teile. Das vordere Ende dieses bis zur Spitze des Genitalhöckers reichenden Septums, geht hier direkt in das Epithelhörnchen über. Von einem Damm kann bei diesem Embryo eigentlich noch nicht die Rede sein, da der Sinus urogenitalis noch nicht offen steht, doch erkennt man seine spätere Stelle schon in jener Querfalte, welche den After nach vorn begrenzt und deren Epithel ebenfalls mit dem die Öffnung des Sinus urogenitalis verschliessenden Epithelpropf zusammenhängt.

Die äusseren Geschlechtsteile eines etwas älteren, 28 mm langen Embryos (Fig. 2), unterscheiden sich von denen des vorigen hauptsächlich dadurch, dass die Eröffnung des Sinus urogenitalis bereits erfolgt ist. Statt des früher noch kompakten Epithelpfropfes erkennen wir jetzt einen engen Kanal, ringsum von mehrschichtigem Epithel begrenzt, der an seinem unteren Ende nach vorn zu unmittelbar in eine Rinne mündet, die durch die Spaltung des hinteren Drittels des Urethralseptums entstanden ist.

Der Genitalhöcker hat durch die Breitezunahme seines distalen Endes seine frühere Kegelform mit einer cylindrischen vertauscht; er ist nun 2 mm lang, 1 mm breit und steht, ebenso wie in dem früheren Stadium, senkrecht zur Längsachse des Rumpfes. In den vorderen Teilen der unteren Fläche des Gliedes erkennen wir noch dieselbe seichte Furche, wie früher, im hinteren Drittel des Gliedes aber vertieft sie sich zu einer ausgesprochenen Rinne, die durch die spaltförmige Zweiteilung des Urethralseptums entstanden ist. Die äusseren Geschlechtsfalten stellen sich grösser dar, als früher; sie sind von länglicher Form und gehen direkt in den Querwulst des Dammes über. Der After liegt noch immer in einer queren Furche; hinter dieser erkennt man hier ebenfalls die zwei Analhöcker. Der Schwanzhöcker zeigt gegen früher eine Reduktion; das Hörnchen am Ende fehlt.

Die Untersuchung der Serie ergibt, dass die Wolffschen Gänge sich ähnlich verhalten, wie bei dem 20 mm langen Embryo, die Müllerschen Gänge dagegen schon bis an die Wand des

Sinus urogenitalis hinabgewachsen sind, ohne aber noch in letzteren frei zu münden. Sie sind hier in einiger Höhe oberhalb ihres unteren Endes längs einer kurzen Strecke miteinander verwachsen, und zwar so vollkommen, dass die beiden Lumina bereits zu einem einzigen verschmolzen sind. An der Sexualdrüse lässt sich bereits mit Bestimmtheit feststellen, dass wir hier ein männliches Individuum vor uns haben.

Die äusseren Geschlechtsteile des Embryos von 31 mm Rumpflänge (Fig. 15) sind denen des vorigen Embryos ähnlich. Der cylindrische Genitalhöcker weist an der Spitze das Epithelhörnchen und an der unteren Fläche eine Furche auf, welche bis zum Damm reicht und deren hinteres Drittel infolge der Spaltung des Urethralseptums tiefer und breiter erscheint. In diesen Teil der Furche öffnet sich der Sinus urogenitalis. Der Genitalhöcker zeigt im Gegensatz zu dem vorigen Embryo eine stark abschüssige Richtung, sodass seine Längsachse mit der des Körpers fast parallel steht. Die länglich geformten äusseren Geschlechtsfalten umgeben wallartig den Genitalhöcker. Hinter dem noch immer wulstförmigen Damm mündet der Mastdarm, und zwar nicht mehr wie früher in einer Furche, sondern in einem quer verlaufenden ovalen Grübchen. Dahinter fehlen nun schon die bei den jüngeren Embryonen beobachteten Analhöcker. Die ganze Umgebung des Afters stellt sich als eine niedrige wallartige Erhebung dar. An den Längsschnitten erkennt man, dass der Mastdarm schon eine ausgesprochene Flexura sacralis besitzt, er krümmt sich nach vorn gegen den Genitalhöcker hin; das Epithel seines untersten Abschnittes gleicht dem der Körperoberfläche. Der schon sehr unscheinbar gewordene Schwanzhöcker wird nach vorn von einer seichten Furche begrenzt. — Das Verhalten der Wolffschen und Müllerschen Gänge ist ähnlich wie bei dem vorigen Embryo: die letzteren haben sich hinter dem Sinus urogenitalis vereinigt, münden aber noch immer nicht mit freier Öffnung in denselben. Bei genauer Beobachtung findet man aber folgenden Unterschied. Während bei dem Embryo von 28 mm Rumpflänge die Müllerschen Gänge um vieles dünner sind als die Wolffschen, sind bei diesem Embryo die Müllerschen die dickeren. Ausserdem kann man an ihnen zwei Abschnitte unterscheiden: einen proximalen, der ein offenes Lumen besitzt und mit hohem cylindrischem

Epithel ausgekleidet ist, und einen distalen, der ganz mit grossen, hellen, polygonalen Epithelzellen ausgefüllt erscheint. Dieses Verhalten ist nach Nagel charakteristisch für das weibliche Geschlecht: der obere, offene Abschnitt entspricht dem späteren Uterus, der untere, solide der Scheide. Letzterer reicht bis zum Epithel des Sinus urogenitalis. Die Sexualdrüsen zeigen auf ihrer Oberfläche ein einschichtiges niedriges Zylinderepithel, von dem sich stellenweise Epithelstränge in das Innere der Drüse hineinsenken; hie und da besteht jedoch das Epithel der Drüsenoberfläche aus zwei bis drei Zellschichten. Die Epithelstränge der Drüse enthalten, im Gegensatz zu dem vorigen Embryo, zahlreiche grosse Zellen mit hellem Protoplasma. Das Verhalten der Sexualdrüsen und der Müllerschen Gänge, sowie die unverkennbare Rückbildung des Wolffschen Körpers beweisen hinlänglich das weibliche Geschlecht dieses Embryos.

Nagel[1]) schreibt folgendes über die Entwicklung des Genitalhöckers und der inneren Genitalfalten: „Zuerst bildet sich, wie allgemein bekannt, die Cloake oder Geschlechtsspalte. Um diese Spalte bilden sich die inneren Genitalfalten, wie ich dieselben nennen möchte. Der vordere Teil der inneren Geschlechtsfalten wächst frei heraus und bildet in der Weise den Genitalhöcker (Clitoris, Penis). Der Geschlechtshöcker bleibt unten offen; man muss sich nämlich vorstellen, dass der Geschlechtsspalt durch das Vorwachsen des vorderen Teils der inneren Geschlechtsfalten gewissermassen in die Länge gezogen wird: die vordere Begrenzung des Spalts wird jetzt durch die freie Spitze des aus den inneren Geschlechtsfalten hervorgegangenen Geschlechtshöckers gebildet. Bei 20—25 mm langen männlichen Embryonen fängt der vordere Teil des Geschlechtsspaltes an sich zu schliessen". — „Ungefähr zur selben Zeit, wo durch die Schliessung des vorderen Teils des Geschlechtsspalts zuerst ein äusserlicher Geschlechtsunterschied sich bemerkbar macht. . . ."

Dieser Beschreibung stehen Reichels[2]) Untersuchungen gegenüber, wonach sich bei Schweine-, Kalbs- und Kaninchen-

---

[1]) W. Nagel: Über die Entwicklung der Sexualdrüsen und der äusseren Geschlechtsteile beim Menschen, Sitzungsberichte der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften XXXVIII, 1888, S. 6 ff.

[2]) P. Reichel: Die Entwicklung der Harnblase und Harnröhre. Verhandl. der Physik. med. Ges. in Würzburg. Neue Folge, Bd. 27, No. 7, 1893.

Embryonen der Genitalhöcker als unpaariges Organ aus dem vorderen Rand der Kloake anlegt. Aus den Beobachtungen bei den oben beschriebenen drei Embryonen geht deutlich hervor, dass sich der Genitalhöcker auch beim Menschen auf diese Art entwickelt: beim Embryo von 20 mm Rumpflänge ist an dem bereits deutlich hervortretenden Geschlechtshöcker eine Spaltung des Urethralseptums noch nicht nachweisbar; erst bei den beiden älteren Embryonen ist dies der Fall, indem das Septum in seinem hinteren Drittel eine spaltförmige Trennung aufweist. Nach Nagels Beschreibung müsste man gerade entgegengesetzte Verhältnisse finden: d. h. zuerst ein durch eine Spalte geteiltes und dann erst ein einheitliches Glied. Der Genitalhöcker entwickelt sich also beim Menschen unpaar aus einer Mesenchymwucherung am vorderen Rande der Kloake. Von der unteren Seite senkt sich in diese Wucherung von Anfang an eine Epithelleiste: das Urethralseptum, welches die Fortsetzung des Kloakenseptums ist. Durch die Spaltung des Kloakenseptums öffnet sich der Darm und der Sinus urogenitalis. Die Eröffnung beginnt hinten, sodass zuerst das Rektum auf der Körperoberfläche mündet, wie ich das bei dem Embryo von 20 mm Rumpflänge feststellen konnte. Wenn sich also der Genitalhöcker nicht durch das Vorwachsen der inneren Geschlechtsfalten bildet, in welchem Falle an seiner unteren Fläche von vornherein ein offener Spalt vorhanden sein müsste, so fällt natürlich auch der von Nagel angegebene erste Geschlechtsunterschied weg, der darin bestehen soll, dass bei männlichen Embryonen diese Spalte von ihrem vorderen Ende ausgehend sich schon auf einer sehr frühen Stufe zu schliessen beginnt.

Bei den Embryonen von 28 und 31 mm Rumpflänge (Fig. 2 und 15) ist der Damm schon entwickelt und nun mündet auch schon die Urethra auf der unteren Fläche des Genitalhöckers in einer durch die Spaltung des hinteren Drittels des Urethralseptums entstandenen Rinne frei aus, der proximale Teil dieser Rinne hat sich auf einer kurzen Strecke sogar schon zur Harnröhre geschlossen. Die vorderen zwei Drittel des Urethralseptums sind noch nicht gespalten. Der Übergang von vorigem zu diesem Stadium vollzieht sich folgendermassen. Der Perinealsporn ist weiter hinabgewachsen und die durch die Spaltung des

Urethralseptums entstandenen inneren Geschlechtsfalten haben sich in ihrem hintersten Abschnitte miteinander vereinigt. Diese beiden Vorgänge: das Herabwachsen des Perinealsporns und die Vereinigung der inneren Geschlechtsfalten stellen eigentlich analoge Prozesse dar: der Perinealsporn erreicht nämlich die Körperoberfläche nicht dadurch, dass er in der Richtung der Längenachse des Körpers gegen dieselbe hinwächst, sondern er nähert sich ihr dadurch, dass die leistenartig hervorstehenden Gewebsteile, in die er distal seitlich übergeht (die Seitenwände der Kloake, weiter unten die Wände der Dammfurche), sich einander nähern und miteinander in der Mittellinie verwachsen. Für diese Art der Entwicklung spricht die von Reichel an der vorderen Wand des Rektums beobachtete Raphe und ebenso eine Art Raphe an der hinteren Wand der Urethra, die ich bei allen von mir untersuchten Embryonen nachweisen konnte.

In Bezug auf die Entwicklung der Umgebung des Afters beobachtete ich Folgendes. Bei dem Embryo von 20 mm Rumpflänge (Fig. 1) mündet das Rektum in einer Querfurche, hinter welcher sich die beiden Analhöcker befinden, hinter diesen erhebt sich der von einer bogenförmigen Furche begrenzte Schwanzhöcker. Der After liegt also in einer Vertiefung zwischen dem Genitalhöcker und dem Schwanzhöcker. Bei den Embryonen von 28 und 31 mm Rumpflänge (Fig. 2 und 15) finden wir den After noch immer in einer queren Furche, die bei letzterem Embryo allerdings bereits mehr einem ovalen Grübchen ähnlich sieht. Bei ersterem sind die Analhöcker noch vorhanden, bei letzterem sind sie schon verschwunden und der After erscheint von einer wallartigen Erhebung umgeben, welche hinten und seitlich von ihm am höchsten ist. Bei beiden Embryonen ist der Damm schon entwickelt und der Schwanzhöcker niedriger; der After liegt daher in einer seichteren Vertiefung. Die beschriebene Veränderung leitet sich folgendermassen ein: nach der Entwicklung des Dammes hat sich der After aus einer queren Furche in ein ovales Grübchen verwandelt; während der Schwanzhöcker in seinem Wachstum zurückbleibt, erfährt die unmittelbare Umgebung des Afters eine stärkere Entwicklung, wodurch sich die Vertiefung, in welcher das Rektum mündet, zum Teil ausfüllt.

Tourneux[1]) erklärt die Entstehung des Dammes durch

---

[1]) F. Tourneux: Sur le développement et l'evolution du Tubercule

das Herabwachsen des Perinealsporns. Wäre diese Auffassung richtig, so müsste man annehmen, dass die Hautstrecke am Damm entodermalen Ursprungs sei; das wäre aber ein ganz beispielloses Verhalten, da die Oberhaut überall sonst nachweisbar dem Ektoderm entstammt. Aus diesem Grunde und ebenso mit Rücksicht auf die oben erwähnten Raphebildungen muss ich Reichels Ansicht in Bezug auf die Entwicklung des Dammes für die richtige halten, welche Ansicht dieser Forscher in folgenden Worten zusammenfasst: „Ich habe mich, wie aus vorstehenden Untersuchungen zur Genüge hervorgeht, überzeugt, dass der Damm durch Verwachsung der Wände der Dammfurche sich bildet". Reichel hatte früher den Analhöckern eine wichtige Rolle bei der Bildung des Dammes zugeteilt, von welcher Ansicht er aber später zurückgekommen ist, wie dies aus den zitierten Zeilen hervorgeht. Dass an der Bildung des Dammes die beiden Analhöcker keinen Anteil haben können, beweist die Beobachtung von Tourneux und Nagel, wonach die Analhöcker auch bei Embryonen noch vorhanden waren, bei welchen sich der Damm schon entwickelt hatte. Diese Beobachtung kann auch ich bestätigen: bei dem Embryo von 28 mm Rumpflänge finde ich bei bereits entwickeltem Damm die Analhöcker noch vor.

Einen Beweis dafür, dass der Damm durch Verwachsung ektodermbedeckter Gewebe entsteht, bietet ferner der Umstand, dass nicht nur der Damm, sondern auch die Portio analis des Rektums ein Epithel aufweist, das ganz den Typus des ektodermalen mehrschichtigen Epithels zeigt.

Nach Reichels Ansicht sollen die Analhöcker bei der Bildung der Portio analis des Rektums eine wichtige Rolle spielen, indem „die ursprünglich sich hinter der Kloake erhebenden Analhöcker gleichzeitig mit ihrem Wachstum sich nach vorn schieben, mit ihren vorderen Enden sich an die hinteren der Genitalfalten legen und gemeinsam mit diesen in der Medianlinie untereinander und nach oben mit dem septum Douglasi verwachsen, so eine besondere Analportion des Mastdarmes bildend". Ähnlich lautet die Beschreibung Tourneuxs. Nach meiner Ansicht lässt sich das Entstehen und Verschwinden der

---

génital chez le foetus humain. Journal de l'anatomie et de la physiologie. T. XXV, 1889, S. 240.

Analhöcker und die Entwicklung der Portio analis einfach auf folgende Weise erklären. Zur Zeit der Eröffnung des Mastdarmes erfolgt eine Wucherung der den After umgebenden Gewebe; diese Wucherung ist aber zunächst nicht gleichmässig, sondern findet ihren Höhepunkt hinter dem After, sodass hier besondere Hügelchen entstehen: die Analhöcker Reichels. Bald aber greift die Wucherung auch auf die beiden Seiten des Afters über, wodurch hier ebenfalls Erhebungen zustande kommen, die dann mit den Analhöckern zusammenfliessen.

Hierdurch müssen diese als selbständige Bildungen verschwinden und muss sich um den After herum eine wallartige Erhebung bilden, welche am Damm am niedrigsten ist. Diesen Wall, den Tourneux „bourrelet anal" nennt, beobachtete ich an dem Embryo von 31 mm Rumpflänge (Fig. 15). Infolge dieser Wallbildung und ebenso durch die Entwicklung des Dammes kommt die Mastdarmöffnung allmählich tiefer zu liegen. Diese Öffnung entspricht jedoch keineswegs dem endgiltigen After, denn die sie begrenzenden Teile, nämlich der hintere Abschnitt des primären Dammes und die Innenfläche jener wallförmigen Erhebung tragen in der Folge zur Bildung des Mastdarmes bei. Sie bilden die Portio analis recti, deren Epithel schon bei dem Embryo von 31 mm Rumpflänge mit dem Epithel des Integuments übereinstimmt; auch bei grösseren gut konservierten Embryonen ist die Grenze des dem Ektoderm entstammenden Epithels gegen das Entoderm deutlich erkennbar (z. B. bei den Embryonen von 65 und 120 mm Rumpflänge).

An dem 28 mm langen männlichen und dem 31 mm langen weiblichen Embryo bot sich mir Gelegenheit, das erste Auftreten der Geschlechtsunterschiede an den äusseren Genitalien zu beobachten. Bekanntlich wird das Sichtbarwerden dieser Differenzen auf das Ende des dritten Monats verlegt. Meine Beobachtungen zeigen, dass bei genauer Betrachtung jene Unterschiede sich schon in einer früheren Epoche (Anfang des 3. Monats) nachweisen lassen. Vergleicht man die äusseren Genitalien der beiden genannten Embryonen miteinander, so findet man, dass diese im allgemeinen einander ziemlich ähnlich sind: namentlich besteht in der Länge und Dicke des Genitalhöckers und ebenso in dem Verhalten der Geschlechtsfalten kaum ein Unterschied. Und doch wird man bei genauer

Beobachtung einen Unterschied feststellen können, besonders wenn man die Embryonen in einer bestimmten Richtung hält. Betrachtet man nämlich die Geschlechtsgegend vom distalen Körperende her, so fällt die starke Abwärtsbiegung des weiblichen Genitalhöckers auf, während bei dem männlichen Embryo der Genitalhöcker nahezu senkrecht zur Längsachse des Körpers steht (siehe Fig. 15 und 2). Bei der Betrachtung von der Seite her wird die Beobachtung dieses Verhaltens durch die gegen den Bauch gekrümmten unteren Extremitäten erschwert. Auch bei grösseren weiblichen Embryonen lässt sich stets diese für ihr Geschlecht charakteristische Richtung des Genitalhöckers nachweisen: so nahm an einem weiblichen Embryo von 40 mm Rumpflänge die Clitoris geradezu eine der Längsachse des Körpers parallele Stellung ein, daher die Querschnitte des Körpers auch die Clitoris quer durchschnitten zeigen; auch bei einem weiblichen Embryo von 57 mm Rumpflänge ist ausser bereits vorhandenen anderwärtigen Geschlechtsunterschieden die starke Abwärtsbiegung der Clitoris auffallend. Bei männlichen Embryonen hingegen steht der Genitalhöcker nach wie vor immer mehr oder weniger senkrecht zur Längsachse des Körpers. So kann man also sagen, dass die am Anfang des dritten Monats auftretende Abwärtsbiegung des Genitalhöckers beim weiblichen, und deren Ausbleiben beim männlichen Embryo das erste äusserliche Zeichen ist, woran man das Geschlecht des Embryos erkennen kann.

Das männliche Geschlecht des Embryos von 45 mm Rumpflänge (Fig. 3) ist schon an den äusseren Genitalien durch die Entwicklung des Scrotums leicht erkennbar. Die Form und Lage der äusseren Geschlechtsfalten hat sich verändert: während sie bei den vorigen Stadien zu beiden Seiten des Penis ihre grösste Breite erreichten, verbreitern sie sich jetzt hinter dem Penis, wo sie sich in der Medianlinie unter Bildung einer Raphe zum Scrotum vereinigen, welches aber von seiner endgiltigen Form noch weit entfernt ist und die Wurzel des Penis sichelförmig umgibt. Der Genitalhöcker dieses Embryos ist nicht mehr cylindrisch, sondern eher konisch zu nennen und wird durch eine zirkuläre Einschnürung in zwei Teile geteilt: der distale Teil, der nach wie vor mit einem Epithelhörnchen versehen ist, ent-

spricht der Eichel, der proximale dem Schafte; dieser Abschnitt hat auf seiner unteren Fläche eine durch die Spaltung des Urethralseptums entstandene Rinne, welche aber nicht bis zur Eichel reicht. Die Ränder dieser Rinne sind an der Wurzel des Penis bereits zusammengewachsen: hier hat sich die Rinne also schon zur Harnröhre geschlossen. Der Mastdarm endet äusserlich in einem Grübchen, das im Gegensatz zum vorigen Stadium nunmehr in sagittaler Richtung länger ist und von einer ebenso verlaufenden ovalen Erhebung umgeben wird.

An etwas grösseren Embryonen (60, 65, 68, 70 mm Rumpflänge, s. Fig. 4, 5 und 11) erkennen wir eine neue Erscheinung: auf der unteren Fläche des kegelförmigen Geschlechtshöckers hinter der Eichel erscheint nun eine breite, flache Vertiefung: die schon so oft beschriebene „rautenförmige Grube“, in die die bereits geschlossene Harnröhre von hintenher mündet. Die Entstehung dieser Grube lässt sich daraus erklären, dass an der betreffenden Stelle nach der Spaltung des Urethralseptums, die Ränder der Spalte anstatt, wie weiter hinten, sofort miteinander zu verschmelzen, sich im Gegenteil flach auseinanderlegen und sich erst langsam zur Verwachsung anschicken. Bei den ersten dreien der in Rede stehenden Embryonen liegt der breitere Teil der rautenförmigen Grube näher zur Eichel, bei dem Embryo von 70 mm Rumpflänge näher zur Wurzel des Penis. Dieser Unterschied ist in Folgendem begründet: das distale Ende der Grube liegt bei allen vier Embryonen an derselben Stelle, nämlich an der hinteren Grenze der Eichel (in der Eichel hat sich das Urethralseptum noch bei keinem der Embryonen gespalten); nun verwachsen proximal allmählich die Ränder der Grube, wodurch der proximale schmälere Teil derselben verschwindet; infolgedessen wird also die Grube bei älteren Embryonen eine distalwärts verengte Gestalt aufweisen müssen. Bei allen vier Embryonen finden sich an den Rändern der rautenförmigen Grube unregelmässige Wucherungen des Epithels, die sich auf die Eichel fortsetzen und hier mit dem Epithelhörnchen zusammenhängen, welches sich über dem noch nicht gespaltenen Urethralseptum der Eichel befindet. Das Scrotum besteht bei diesen Embryonen aus zwei elliptischen Hügeln und zeigt in der Medianlinie eine starke Raphe, die sich vorn auf die untere Fläche des Penis bis zur rautenförmigen Grube und rückwärts

auf den Damm fortsetzt. Die hintere Grenze der Eichel ist an dem kegelförmigen Penis deutlich zu erkennen; sie wird aber nicht so sehr durch eine Einschnürung gekennzeichnet, wie auf der früheren Stufe, als vielmehr durch eine zirkuläre Epithel- und Bindegewebswucherung, die, als erste Anlage des Präputiums, ohne äusserlich einen Vorsprung zu veranlassen, durch das Epithel der Eichel hindurchschimmert. Jene Furche, die früher diese Grenze bezeichnete, ist jetzt ganz seicht geworden, um bei dem Embryo von 68 mm Rumpflänge (Fig. 11) vollkommen zu verschwinden, wie das namentlich an dem Wachsmodell mit Bestimmtheit festgestellt werden konnte.

An Querschnitten lässt sich feststellen, dass das Urethralseptum in der Eichel noch nicht gespalten ist, und dass es sich an der Spitze der Eichel tiefer in das Bindegewebe senkt, als an deren Basis. An der Spitze ist es nahe zur Oberfläche dünner, als im Innern der Eichel, an der Basis dagegen zeigt es gerade an seiner oberflächlichen Partie eine Verbreiterung. Dieser breite oberflächliche Teil des Urethralseptums ist es, der sich hinter der Eichel spaltet, wodurch die rautenförmige Grube entsteht, während der schmale tiefliegende Teil sich in der ganzen Länge dieser Grube unverändert erhält, um sich erst weiter hinten im Bereich des geschlossenen Teiles der Harnröhre zu spalten und in deren Lumen überzugehen.

Die Harnröhre der Embryonen von 60 und 65 mm Rumpflänge mündet unmittelbar in das proximale Ende der rautenförmigen Grube. Dieses Verhalten ändert sich bei dem Embryo von 68 mm Rumpflänge: hier zieht die Harnröhre eine Strecke weit schon als geschlossenes Rohr dem Boden der Grube entlang nach vorn, um sich erst an der Grenze des proximalen und mittleren Drittels der Grube in einer Querspalte zu eröffnen: im proximalen Drittel der Grube ist die Harnröhre schon geschlossen (Fig. 11 und 12). Die Mündung der Harnröhre verschob sich also infolge des Verwachsens der am Grunde der Grube befindlichen Längsfalten nach vorn, während der entsprechende Teil der rautenförmigen Grube noch offen geblieben ist, da sich ihre Ränder noch nicht vereinigten. Erst bei dem Embryo von 70 mm Rumpflänge (Fig. 5) leitet sich nun auch dieser Vorgang ein: die Ränder der Grube nähern sich nun in deren proximalem Abschnitt und verwachsen über der schon geschlossenen Urethra

miteinander. Dadurch verändert sich das Bild beträchtlich: die Grube erscheint nun kürzer, weist eine andere Form auf, indem sie sich distal verschmälert und nimmt nun auch wieder unmittelbar an ihrem proximalen Ende die Mündung der Harnröhre auf.

Bei dem nächstfolgenden (Embryo (72 mm Rumpflänge) erscheint der Penis cylindrisch, an der Spitze und unteren Fläche der Eichel, durch deren Epithel der Rand des Präputiums wie früher durchschimmert, erkennen wir noch immer das Epithelhörnchen. Die rautenförmige Grube ist nun völlig verschwunden, an ihrer Stelle sehen wir eine schmale Längsfurche, seitlich von zwei Epithelfalten umfasst. Die Furche entspricht nicht etwa einem noch offenen Teil der gesamten Urethralfurche, denn diese ist hier bereits geschlossen — die Urethra öffnet sich erst am distalen Ende der Furche, dicht hinter der Eichel — sie ist vielmehr als ein Rest der einstmaligen Urethralfurche, als der oberflächlichste Teil dieser Furche aufzufassen, welcher sich über dem bereits geschlossenen tieferen Teil noch nicht verschlossen hat. Die Furche lässt sich bis auf die Wurzel des Gliedes verfolgen: erst hier vereinigen sich die sie zwischen sich fassenden Epithelfalten, um in die Raphe des Scrotums und des Dammes überzugehen. In der Eichel selbst ist das Urethralseptum noch nicht gespalten.

Gehen wir nun zu zwei entwickelteren Embryonen, zu solchen von 80 (Fig. 6) und 105 mm Rumpflänge (Fig. 7, 13, und 14) über, so finden wir, dass die Geschlechtsteile derselben äusserlich denjenigen des zuletzt beschriebenen Embryos im ganzen und grossen gleichen; während sich jedoch bei letzterem und auch noch bei dem 80 mm langen Embryo die Mündung der Harnröhre noch hinter der Eichel befindet, öffnet sich bei dem 105 mm langen Embryo die Harnröhre schon auf der unteren Oberfläche der Eichel. Dies spricht entschieden für die Richtigkeit der Beschreibung Reichels, nach welcher die Harnröhre auch in der Eichel in derselben Weise gebildet wird, wie im Schaft des Gliedes, nämlich durch Spaltung des Urethralseptums und darauffolgenden Verschluss des so entstandenen Spaltes, mit dem Unterschiede jedoch, dass während diese Spaltung im Bereich des Schaftes rasch erfolgt und sich als breites Aus-

einanderweichen der Ränder äussert, sie an der Eichel nur langsam vor sich geht und niemals zur Bildung einer weit offenen Spalte führt. Die Folge dieser Art der Entwicklung ist, dass die Harnröhre am Schafte in einer breiten Furche, in der rautenförmigen Grube, an der Eichel hingegen nur in einem engen Spalt mündet. Bei dem Embryo von 105 mm Rumpflänge umfasst das Gebiet der Eichel, wo sich das Urethralseptum spaltet und zur Harnröhre umgestaltet, acht Schnitte von 20 μ, also eine Ausdehnung von 0,16 mm; die Harnröhrenmündung ist, teils wegen ihrer Kleinheit, teils wegen der sie umgebenden Epithelwucherungen mit freiem Auge gar nicht zu erkennen. Der Penis ist bei den soeben besprochenen zwei Embryonen eher von cylindrischer als konischer Form; das Epithelhörnchen der Eichel erscheint bereits kleiner als bei jüngeren Embryonen.

Eine wesentlich andere Beschreibung gibt Nagel von der Bildung des Eichelteils der Harnröhre. Darnach soll sich dieser Teil der Harnröhre noch vor dem Verschluss der rautenförmigen Grube, und zwar auf folgende Weise entwickeln: bevor noch das Urethralseptum eine Spaltung erfahren hat, wuchert das Bindegewebe zu beiden Seiten des Septums oberflächlich zu zwei Falten heran, die sich über dem Septum vereinigen und es von der Oberfläche abschnüren. Die abgeschnürte Epithelleiste ist anfangs vollkommen solid, mit anderen Worten: die Anlage der Harnröhre stellt sich als ein mit Epithel vollkommen gefülltes Rohr dar. Wenn sich dann die rautenförmige Grube hinter der Eichel geschlossen hat, spült der Harn den Epithelpropf aus dem Eichelteil der Urethra heraus, wodurch auch dieser Teil ein Lumen erhält. Dieser Prozess soll nach Nagel[1]) bei Embryonen von 5 cm Rumpflänge bereits beendet sein. Dieser Beschreibung schliesst sich neuerdings auch Zuckerkandl[2]) auf Grund der Untersuchung zweier Embryonen von 8 und 7,2 cm an. Bei letzterem Embryo sind nach Zuckerkandls Beschreibung die Ränder des Bindegewebes in der Eichel bereits zu einer schmalen Brücke verwachsen ohne dass die Spaltung des Urethralseptums erfolgt wäre. Dieser 30 μ breiten Brücke entsprechend

[1]) W. Nagel: Entwicklung und Entwicklungsfehler der weiblichen Genitalien, Handbuch der Gynäkologie, Bd. I, 1897.

[2]) E. Zuckerkandl: Anatomische Einleitung, in A. Frisch und O. Zuckerkandl, Handbuch der Urologie, 1903, S. 84.

hat sich also schon die mit Epithel gefüllte Harnröhre entwickelt; vor und hinter dieser Stelle aber ist das Urethralseptum noch unverändert.

Nach meinen eigenen Untersuchungen muss ich, wie gesagt, in Bezug auf die Entwicklung der Harnröhre in der Eichel Reichel Recht geben. Bei dem Embryo von 105 mm Rumpflänge finde ich die rautenförmige Grube schon geschlossen: die Mündung der Harnröhre befindet sich ungefähr in der Mitte der unteren Oberfläche der Eichel; vor dieser Stelle ist das Urethralseptum noch unverändert. Bezüglich der Angabe Nagels, dass die Bildung der Pars glandularis urethrae bereits bei 5 cm langen Embryonen abgeschlossen sei, möchte ich hervorheben, dass ich selbst bei den Embryonen von 60, 65, 68, 70, 72 und 80 mm Rumpflänge noch ein vollkommen unverändertes Urethralseptum finde, ohne Spur weder einer Spaltung, noch aber, wie dies Nagel beschreibt, einer Abschnürung dieses Septums von der Oberfläche durch Wucherung des benachbarten Bindegewebes; das Urethralseptum hängt nach wie vor mit dem Epithel der Oberfläche der Eichel zusammen.

Wie bereits andere Forscher beobachtet und erwähnt haben, finde auch ich, dass sich in der Eichel die Spaltung des Urethralseptums zunächst auf deren oberflächliche Teile beschränkt und dass die Spaltung erst zu einer Zeit in die Tiefe greift, wo sich die Rinne oberflächlich bereits zu einem Rohr geschlossen hat (Fig. 14). Damit hängt zusammen, dass die Lichtung der Urethra in der Eichel anfangs ausserordentlich schmal ist. Bei dem Embryo von 120 mm Rumpflänge (Fig. 8.) befindet sich die Urethralmündung schon fast an ihrer endgiltigen Stelle, der Eichelteil der Harnröhre wird aber noch zum grössten Teil von Epithel ausgefüllt, sodass sich die Lichtung auf einen engen, der unteren Wand der Urethra näher gelegenen Spalt beschränkt. Bei den Embryonen von 180 und 190 mm Rumpflänge hat endlich die Mündung der Harnröhre ihre endgiltige Stelle vollkommen erreicht; auch erscheint ihre Lichtung nun schon etwas weiter.

Bei den drei letzten Embryonen weist das Glied nicht mehr die frühere cylindrische Form auf, sondern ist mehr einem umgekehrten Kegel ähnlich, d. h. es verdickt sich kolbenförmig nach seinem Ende zu. Das Epithelhörnchen ist nunmehr verschwunden,

daher auch der Rand des Präputiums als ringförmige Linie um die Harnröhrenmündung durch das Epithel der Eichel durchscheint. Die weitere Entwicklung bringt keine wesentlicheren Umgestaltungen mehr, da sich die Mündung der Harnröhre ja schon an ihrer endgiltigen Stelle befindet; wohl wird der Penis grösser, doch verändert sich seine Form bloss dadurch, dass das Präputium weiter nach vorn wächst, um schliesslich nicht nur die ganze Eichel zu bedecken, sondern auch vor ihrer Spitze hervorzuragen.

Aus den vorangehenden Beschreibungen möchte ich in Bezug auf das „Epithelhörnchen" zusammenfassend hervorheben, dass es bei Embryonen von 20—100 mm Rumpflänge nachweisbar ist. Ob es einfach abgestossen wird, oder ob die es bildenden Epithelzellen bei dem Wachstum der Eichel eine Verwendung finden, in welchem Falle man das Hörnchen als eine Art Reservematerial auffassen könnte, vermag ich nicht zu entscheiden, doch ist mir erstere Auffassung wahrscheinlicher, besonders mit Rücksicht auf die unregelmässige, manchmal geradezu verzweigte Form der Epithelwucherung.

2. Entwicklung des Präputiums.

Nach Tourneux leitet sich die Entwicklung des Präputiums damit ein, dass sich an der Basis der Eichel eine ringförmige, oder richtiger hufeisenförmige, aus Bindegewebe bestehende Falte erhebt, welche nur die untere Seite des Penis frei lässt. Diese Falte wächst in schief distaler Richtung in das Epithel der Eichel hinein und teilt es in zwei Schichten: in eine äussere, die dem Epithel der äusseren Oberfläche des Präputiums entspricht und in eine innere, die den Raum zwischen dem Präputium und der Eichel einstweilen vollkommen ausfüllt (epithélium balano-préputial, intermediaire). Aus diesem Hineinwachsen der Bindegewebsfalte in das Epithel erklärt sich Tourneux[1]) die Beobachtung, dass sich auf der inneren Fläche der Falte keine cylindrischen Epithelzellen finden, wie sie für die tieferen Schichten eines geschichteten Plattenepithels charakteristisch sind. Mit anderen Worten: das primäre bindegewebige Präputium wachse in das Epithel als reine Bindegewebsfalte hinein, ohne zunächst mit einem eigenen Epithel versehen zu sein. Erst sekundär soll von

[1]) loc. cit., S. 246.

der Corona glandis aus eine Schichte kubischer Epithelzellen sich auf die untere Fläche jener Falte erstrecken, die man nunmehr als das eigene Epithel der späteren inneren Fläche auffassen kann.

Von den mir zur Verfügung stehenden Embryonen ergaben sich für das Studium der Entwicklung des Präputiums mehrere Embryonen als geeignet. Meine Befunde sind folgende:

An dem Penis des Embryos von 45 mm Rumpflänge (Fig. 3 und 16) bezeichnet eine deutlich erkennbare ringförmige Einschnürung die Grenze von Eichel und Schaft. Im Bereich dieser Einschnürung besteht das Epithel aus mehr Schichten, als an anderen Stellen der Oberfläche des Genitalhöckers; auch färben sich hier die Zellkerne etwas besser als im Epithel der Eichel, wo nur die Kerne der untersten Zellschichte sich der Färbung zugänglich zeigen.

Bei den Embryonen von 60 und 65 mm Rumpflänge (Fig. 4) erscheint die zirkuläre Furche nicht mehr so deutlich ausgesprochen; dafür aber erkennt man an den Schnitten (Fig. 17), dass entsprechend jener Furche hinter der Eichel vom Epithel her eine ringförmige Leiste in das Bindegewebe hineingewachsen ist, mit Ausnahme der unteren Fläche des Genitalhöckers. Sie steht nicht genau senkrecht zur Oberfläche des Gliedes, sondern schlägt eine schief gegen die Wurzel des Penis geneigte Richtung ein. Auch liegt sie, der Form der Eichel entsprechend, an der dorsalen Seite weiter hinten, als seitlich. Die hinter der Epithelleiste befindliche Bindegewebsfalte entspricht dem Präputium; sie ist an ihrer unteren Fläche, im Gegensatz zum Cylinderepithel der Eichel, von einer niederen Pflasterepithellage bedeckt. An Querschnitten ist dieses Epithel schwer zu erkennen, an Längsschnitten jedoch kann man es leicht von den aus mehreren Schichten bestehenden Zellen der Epithelleiste unterscheiden.

Bei dem Embryo von 72 mm Rumpflänge bedeckt das Präputium ein Fünftel, bei dem von 80 mm Rumpflänge ein Viertel der Eichel. Die Epithelleiste steht bei beiden unter 45° zur Oberfläche, indem sie sich nach rückwärts neigt (Fig. 18, 19). Durch das Epithel der Eichel scheint der Rand des Präputiums durch (Fig. 6); infolgedessen glaubt man bei der Betrachtung mit freiem Auge oder mit der Lupe hinter der Eichel eine Einschnürung zu sehen: dies ist jedoch eine optische Täuschung, denn bei den Embryonen dieses Alters ist die Einschnürung

schon verschwunden, wie ich mich sowohl an Längsschnitten bei den Embryonen von 70—80 mm Rumpflänge, wie auch an dem Wachsmodell des Embryos von 98 mm Rumpflänge (Fig. 11) überzeugen konnte: die Einschnürung wird nun durch das Präputium vollkommen ausgefüllt.

An der Eichel des Embryos von 105 mm Rumpflänge (Fig. 7 und 13) ist der freie Rand des Präputiums nicht sichtbar, da er durch das Epithelhörnchen und die auf der unteren Fläche der Eichel befindliche Epithelwucherung bedeckt wird. An den ersten Querschnitten dieser Serie sieht man nur das Epithelhörnchen, an den folgenden schon den dorsalen Teil des Präputiums und erst später fällt auch die Spitze der Eichel in den Schnitt. Das Präputium ist also auf der dorsalen Oberfläche der Eichel schon vor deren Spitze hervorgewachsen, was auch auf dem Wachsmodell dieses Embryos sichtbar ist (Fig. 14). In den Schnitten, in denen bereits die Spitze der Eichel getroffen ist, sieht man das unveränderte Urethralseptum; etwas weiter hinten spaltet sich dieses Septum, freilich zunächst nur oberflächlich. In diesen sehr schmalen Spalt mündet die Harnröhre auf der unteren Fläche der Eichel. Im 57. (20 μ dicken) Schnitt hinter der Eichelspitze ist die Harnröhre schon geschlossen; ihrer unteren Wand entsprechend erhebt sich das Bindegewebe zu einer Längsfalte, der ersten Anlage des Frenulums. Dieses verwächst 0.2 mm weiter rückwärts mit den Schenkeln des Präputiums. Sowohl in der epithelialen Präputialleiste, wie in dem Urethralseptum erkennt man zahlreiche Epithelperlen (Fig. 21).

Bei dem Embryo von 120 mm Rumpflänge (Fig. 8) hat sich der vor dem Frenulum liegende Teil der Eichel grösstenteils, bei dem Embryo von 180 mm Rumpflänge schon völlig entwickelt; bei beiden reicht das Präputium vor die Spitze der Eichel. Da das Epithelhörnchen verschwunden ist, wird der Rand des Präputiums, welcher die Harnröhrenmündung ringförmig umgibt, nunmehr wieder sichtbar.

Vergleiche ich diese Daten mit der Beschreibung Tourneux's, so komme ich zu folgendem Ergebnis: Die erste Veränderung, welche mit der Entwicklung des Präputiums in Verbindung gebracht werden kann, hat ihren Sitz nicht in dem Bindegewebe, wie Tourneux behauptet, sondern im Epithel, dessen Zellen

sich in der Einschnürung hinter der Eichel lebhaft vermehren. Nun wächst aus dieser Epithelverdickung eine Leiste in das Bindegewebe hinein. Dass es sich hier um ein Hineinwachsen des Epithels in das Bindegewebe und nicht umgekehrt um ein Hineinwachsen des Bindegewebes in das Epithel, wie es Tourneux beschreibt, handelt, kann man schon daraus folgern, dass die Bindegewebsfalte anfangs dick ist und nicht scharf und dünn, wie es wohl der Fall sein müsste, wenn Tourneux's Beschreibung richtig wäre. Auch spricht gegen letztere, dass die Epithelleiste anfangs fast senkrecht zur Oberfläche steht. Tourneux begründet seine Ansicht hauptsächlich damit, dass die Bindegewebsfalte anfangs kein eigenes Epithel besitze; erst später soll die tiefe cylindrische Lage des Eichelepithels vom Sulcus coronarius her auf beide Flächen des zunächst rein bindegewebigen Präputiums sich erstrecken, eine aus kubischen Zellen bestehende Schichte bildend, welche nunmehr das Bindegewebe von dem Epithel der Eichel trennt. Nun muss man sagen, dass ein derartiger Entwicklungsvorgang, bei dem eine Bindegewebsplatte direkt zwischen die Zelllagen eines Epithels hineinwächst, von vornherein wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat. Meine Präparate sprechen aber auch noch direkt dagegen. Querschnitte sind allerdings für die Untersuchung nicht günstig und man könnte auf solche hin zu ähnlicher Anschauung kommen, wie sie Tourneux vertritt; untersucht man aber die Verhältnisse an Längsschnitten, so erkennt man, dass die bindegewebige Präputialfalte auf beiden Seiten von einer besonderen, ihr eigenen, aus niedrigen Zellen bestehenden Epithellage begrenzt wird, die auf der Innenseite der Falte ziemlich scharf von den Epithelzellen des Sulcus retroglandularis unterschieden werden kann (Fig. 17, 18 und 19). Das Präputium besitzt also schon von vornherein ein eigenes Epithel, welches aber nicht aus cylindrischen, sondern aus niedrigen Zellen besteht.

Auf Grund der Untersuchung der mir zur Verfügung stehenden Embryonen kann ich also von der Entwicklung des Präputiums folgende Darstellung geben. In der hinter der Eichel befindlichen Einschnürung unterliegen die Epithelzellen einer lebhaften Vermehrung (Embryo von 45 mm Rumpflänge). Aus diesem dickeren Epithel wächst bald eine ringförmige Leiste in das Bindegewebe hinein, welche Leiste aber auf der unteren

Oberfläche des Penis, wo sich die Harnröhre noch nicht geschlossen hat, fehlt. Die Leiste steht anfangs fast senkrecht zur Oberfläche des Penis, sie erscheint nur ein wenig gegen dessen Wurzel gerichtet und ist an der dorsalen Oberfläche von der Spitze der Eichel weiter entfernt, als an den Seiten. Mit der Entwicklung dieser Leiste, deren innerer Rand dem Sulcus coronarius entspricht, ist die Grenze der Eichel und des Präputiums gegeben (Embryo von 60 mm Rumpflänge); die dicke Bindegewebsfalte hinter der Epithelleiste entspricht dem Präputium. Diese Falte ist natürlich auch nur an der oberen und den seitlichen Oberflächen des Penis vorhanden und fehlt an dessen unterer Oberfläche; sie besitzt ein eigenes Epithel und wächst während der weiteren Entwicklung gegen die Spitze und gegen die untere Fläche der Eichel. Ihr Wachstum in ersterer Richtung geschieht so, dass sie mit ihrem Rand sich in das dicke Epithel der Eichel hineindrängt, aber nicht als nackte Lage, sondern in der Weise, dass sie die Basallage des Epithels sozusagen vor sich herstülpt. Infolgedessen entstehen zwei Schichten, deren äussere auf die äussere Fläche des Präputiums zu liegen kommt, deren innere zur Verlängerung der Präputialleiste beiträgt. Diese Leiste enthält viele Epithelperlen und ist auch beim Neugeborenen noch vorhanden. Anfangs wächst das Präputium langsam: bei dem Embryo von 80 mm Rumpflänge bedeckt es erst ein Viertel der Eichel; später wächst es schneller, so dass es bei dem Embryo von 105 mm Rumpflänge nicht nur die ganze dorsale Oberfläche der Eichel bedeckt, sondern auch schon vor ihre Spitze hervorragt.

Das Herabwachsen des Präputiums auf die untere Fläche des Penis steht mit dem Verschluss der Urethralrinne in engem Zusammenhange. So lang der Eichelteil der Harnröhre noch unentwickelt ist, gibt es natürlich auch kein Frenulum, mit dem sich die Schenkel des Präputiums vereinigen könnten. Dieses Herabwachsen und die Vereinigung der beiden Schenkel des Präputiums unter sich und mit dem Frenulum kann erst zu der Zeit erfolgen, wo sich die Urethralrinne der Eichel zum Rohre schliesst. So zeigt es sich, dass bei dem Embryo von 80 mm Rumpflänge, dessen Harnröhre noch hinter der Eichel mündet, die Schenkel des Präputiums noch nicht zur Vereinigung gelangt sind. Andere Verhältnisse treffen wir hingegen bei dem Embryo

von 105 mm Rumpflänge an: hier liegt die Harnröhrenmündung bereits auf der unteren Fläche der Eichel; es hat sich also schon ein Stück des Eichelteils der Harnröhre entwickelt. An der unteren Seite des geschlossenen Stückes sieht man an Querschnitten eine konische Erhebung: den Querschnitt einer bindegewebigen Längsfalte, die dem Frenulum entspricht und beim Verschluss der Harnröhre in der Weise entstanden ist, dass sich die Ränder der Rinne nicht nur einfach vereinigten, sondern an ihrer Vereinigungsstelle auch eine Wucherung erfuhren. Diese Falte ist nur an den ersten sieben Schnitten vollkommen selbständig; schon am achten Schnitt zeigt sie sich mit den Schenkeln des Präputiums verwachsen. Die Verwachsung der Schenkel des Präputiums untereinander und mit dem Frenulum geschieht also in den hinteren Teilen der Glans fast zu gleicher Zeit mit dem Verschluss der Urethralrinne; bei den Entwicklungsvorgängen in den vorderen Teilen der Eichel bleibt jedoch das Präputium in seinem Wachstum zurück und die Urethralrinne schliesst sich, ohne dass ein Verwachsen mit dem Präputium stattfinden würde: so kommt der freie, vor dem Frenulum liegende Teil der Eichel zutande. Nach dessen Entwicklung wächst das Präputium aber noch in der Längsrichtung des Penis weiter fort, so dass sein Rand vor die Spitze der Eichel zu liegen kommt.

3. Entwicklung der Schwellkörper.

Das Ergebnis meiner Beobachtungen stimmt in dieser Hinsicht mit den Untersuchungen Tourneux's überein. Die Entwicklung der Schwellkörper beginnt damit, dass sich an den betreffenden Stellen dichtere Zellansammlungen bilden. Am frühesten ist das Corpus cavernosum penis und glandis zu erkennen: das Gewebe des ersteren ist dichter. Bei dem Embryo von 20 mm Rumpflänge ist die Grenze zwischen beiden noch verschwommen: sie entstehen also aus gemeinsamer Anlage und die Untersuchung der Entwicklungsvorgänge beweist somit vollkommen die Zugehörigkeit der Glans zu den Corpora cavernosa penis und nicht urethrae und damit ihre vollkommene Homologie mit der Glans clitoridis. Erst bei dem Embryo von 45 mm Rumpflänge ist die Grenze zwischen Glans und Corpora cavernosa penis deutlich zu erkennen. Bei diesem Embryo erkennt man auch schon die Anlage des Corpus cavernosum urethrae in Form einer die Harnröhre umgebenden dichteren Zellansammlung. Später

treten in den Schwellkörpern Capillaren auf: zuerst (bei 45 mm Rumpflänge) in der Eichel und erst bei viel grösseren Embryonen (105 mm Rumpflänge) in dem Corpus cavernosum penis und urethrae.

4. Entwicklung der Muskulatur und der Drüsen.

Die glatte Muskulatur der Harnröhre, welche aus einer inneren Längsschichte und einer äusseren ringförmigen besteht, ist bei dem Embryo von 65 mm Rumpflänge in der Pars prostatica und membranacea schon entwickelt, im Bulbus dagegen fehlt sie noch; erst bei dem Embryo von 70 mm Rumpflänge ist sie auch hier vorhanden. Dass sich die Muskulatur in dem rückwärtigen Abschnitte der Harnröhre früher entwickelt, als im vorderen, entspricht der früheren Entwicklung jenes Abschnittes.

Die Drüsen der Harnröhre entwickeln sich ähnlich, wie diejenigen anderer Schleimhäute: aus dem Epithel wachsen kolbenförmige, solide Stränge in das Bindegewebe hinein, welche sich später verzweigen und eine Lichtung bekommen. Von den Drüsen der Harnröhre entwickeln sich zuerst diejenigen der Prostata und der Glandula Cowperi, welche bei dem Embryo von 60 mm Rumpflänge schon in Form von Epithelkolben ohne Lichtung vorhanden sind. Bei dem Embryo von 65 mm Rumpflänge hat sich in ihnen schon eine Lichtung gebildet; bei diesem Embryo erscheinen auch zuerst in dem vorderen Teil der Pars cavernosa lichtungslose Epithelkolben, als erste Andeutung Littrescher Drüsen. Bei dem Embryo von 70 mm Rumpflänge gewahren wir auch schon in der oberen Wand des rückwärtigen Teiles der Pars membranacea, bei dem Embryo von 105 mm Rumpflänge in der seitlichen Wand dieses Teiles der Harnröhre und in der seitlichen Wand des Pars cavernosa Epithelkolben; jene der oberen Wand der Pars cavernosa haben sich verzweigt und besitzen schon eine Lichtung. Bei dem Embryo von 120 mm Rumpflänge endlich fand ich auch schon in der unteren Wand der Pars cavernosa Drüsen. In dem proximal von der Mündung der Ausführungsgänge der Glandulae Cowperi gelegenen Teile der Pars cavernosa konnte ich bei keinem der untersuchten Embryonen Drüsen beobachten.

Zuerst entwickelt sich also die Prostata und die Glandulae Cowperi, dann die Drüsen in der oberen Wand der Pars cavernosa, später diejenigen in deren seitlicher und unterer Wand; letztere

erst nach der Bildung der Drüsen der Pars membranacea. Die Drüsen bekommen in derselben Reihenfolge eine Lichtung und Seitenäste.

Zur Untersuchung der Formentwicklung der Drüsen verfertigte ich drei Wachsmodelle bei 100facher Vergrösserung, welche je einen Teil der Pars cavernosa veranschaulichen. Die Modelle sind Rekonstruktionen der Harnröhren der Embryonen von 65, 105 und 180 mm Rumpflänge (Fig. 23, 24, 25). Am ersten Modell sieht man, dass von dem Epithel der Harnröhre, das im Verhältnis zu der Lichtung der Urethra sehr dick ist, an der oberen Wand ein 120 μ langer, gegen sein Ende verdickter, solider Epithelkolben ausgeht: die erste Anlage einer Urethraldrüse. Dasz weite Modell zeigt uns eine 300 μ lange Drüse, in der sich schon eine Lichtung gebildet hat; die Form der Drüse ist unregelmässig, ihre Oberfläche höckerig und es hat sich an ihr schon ein kleiner seitlicher Zweig entwickelt. Am Modell des dritten Embryos erkennen wir eine 520 μ lange Drüse mit drei grösseren Seitenästen; ausserdem sind an der oberen, unteren und seitlichen Wand der Harnröhre kleine in Entwicklung begriffene Drüsen aufgetreten.

Endlich sei hier eine Abnormität erwähnt, welche ich bei zweien der von mir mit untersuchten Embryonen zu beobachten Gelegenheit hatte. Bei dem Embryo von 70 mm Rumpflänge mündet zwischen den Einmündungsstellen der Ausführungsgänge der Cowperschen Drüsen ein 2 mm langes, annähernd gerade von hinten nach vorn verlaufendes Epithelrohr, welches offenbar einer dritten Gl. bulbourethralis entspricht. (Fig. 22). Sie ist länger und auch etwas weiter als die beiden normalen Drüsen. Eine ähnliche Drüse beobachtete ich bei dem Embryo von 65 mm Rumpflänge.

Diese Abnormität ist bereits verschiedentlich beschrieben worden. P. Delbet[1]) zitiert als diejenigen, welche eine accessorische mediane Cowpersche Drüse beschrieben haben: Cowper, Gübler, Jarjavay und Kölliker.

II. Zur Histologie der männlichen Harnröhre.

Obgleich sich bereits zahlreiche Forscher mit diesem Gegenstand befasst haben, gibt es immer noch einige einschlägige

---

[1]) P. Delbet, Urétre in: P. Poirier et A. Charpy. Traité d'anatomie humaine 1901. Bd. V. 1. S. 147.

Fragen, die nicht als endgültig gelöst betrachtet werden können. So lautet die Beschreibung des Epithels und der Muskulatur bei den einzelnen Autoren verschieden und in die Darstellung der Drüsen bringt der etwas unklare und bei den verschiedenen Autoren in verschiedenem Sinne formulierte Begriff der Lacune Verwirrung. Eine sehr genaue Beschreibung der Drüsen und des Epithels der Harnröhre finden wir in der Abhandlung Oberdiecks (Über Epithel und Drüsen der Harnblase und weiblichen und männlichen Urethra (Göttingen 1884). Ich stellte mir zur Aufgabe, die Angaben dieses und anderer Forscher einer Kontrolle zu unterziehen und besonders die Ausbreitung und Anordnung der Drüsen und der Muskulatur der Harnröhre zu untersuchen.

1. Epithel.

Robin und Cadiat[1]) bezeichnen das Epithel der Harnröhre als mehrschichtig, und zwar aus einer obersten Schichte cylindrischer und einigen tieferen Lagen polygonaler Zellen bestehend. Im Gegensatze hierzu schildern einzelne deutsche Autoren das Epithel als ein einschichtiges Cylinderepithel, dessen einschichtiger Charakter durch die in den tieferen Lagen befindlichen Ersatzzellen nicht aufgehoben wird. Der neueste Autor auf unserem Gebiet, Zuckerkandl,[2]) beschreibt das Epithel der Harnröhre folgendermassen: „In dem kranialen Teil der Pars prostatica stimmt das Epithel mit dem der Blase und der höheren harnableitenden Wege überein; in ihrem unteren Abschnitt besteht es aus einfachem Cylinderepithel. Solches bekleidet auch die Pars membranacea. In der Pars cavernosa hingegen besteht das Epithel aus zwei Schichten cylindrischer Zellen, in der Fossa navicularis schliesslich findet man mehrschichtiges Pflasterepithel auf der mit Papillen versehenen Schleimhaut.“ Zuckerkandl hebt noch im Anschluss an Ebner hervor, dass das Epithel individuelle Verschiedenheiten zeigt.

Ebner[3]) beschreibt in seiner sehr ausführlichen Darstellung der Histologie der Urethra das Epithel folgendermassen: „Das

[1]) Robin et Cadiat, Structure intime de la muqueuse uréthrale de l'homme et de la femme. Journal de l'anatomie et de la physiologie. 10 année. 1874, pg. 514.

[2]) loc. cit, S. 65, 69, 73.

[3]) V. v. Ebner in A. Köllikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Bd. I II, 1902, S. 482.

Epithel der männlichen Harnröhre ist im prostatischen und auch noch mehr weniger weit im membranösen Teile in grösserer oder geringerer Ausdehnung, besonders im Bereiche der Crista urethralis von demselben Charakter, wie in der Blase oder wie in der Regel im kavernösen Teile, ein geschichtetes oder mehrreihiges Cylinderepithel. Stellenweise kommen aber auch in diesem — eingeschoben zwischen Strecken mit Cylinderepithel — Inseln von ausgesprochen geschichtetem Pflasterepithel vor. Erst in der Fossa navicularis findet sich regelmässig Pflasterepithel, obwohl auch hier ausnahmsweise Cylinderepithel sich erhalten kann." Über die Cylinderzellen der oberflächlichsten Schichte schreibt Ebner, dass diese häufig in einen verschmälerten Fuss ausgezogen sind, der zwischen den tiefer liegenden Zellen bis zur Schleimhaut reicht.

Meine Befunde zeigen, dass man bei flüchtiger Betrachtung der Querschnitte der Urethra durch die Anordnung der Kerne in der Tat den Eindruck gewinnt, dass das Epithel der Urethra fast an allen Stellen ein mehrschichtiges sei. Nun wird aber in dieser Hinsicht alles darauf ankommen, ob die hohen Cylinderzellen der oberflächlichsten Lage mit ihren basalen Enden die subepitheliale Bindegewebslage erreichen oder nicht; zur Entscheidung dieser Frage eignen sich natürlich nur Präparate, die nicht nur die Kerne gefärbt zeigen, sondern an denen auch die Zellgrenzen einigermassen erkennbar sind. Im Besitze solcher Präparate kann ich mich in dieser Hinsicht vollkommen Oberdieck[1]) anschliessen, der behauptet, dass die Cylinderzellen stets die ganze Höhe des Epithels in Anspruch nehmen und dass die tieferen rundlichen Zellen zwischen deren basalen Enden liegen. Somit kann man das Epithel zwar als mehrzeilig, aber doch als einschichtig bezeichnen und die tiefer liegenden Zellen als Ersatzzellen auffassen. Auch kann ich hervorheben, dass ich Stellen in der Urethra fand, wo das Epithel bei Ermangelung aller Ersatzzellen buchstäblich als einschichtig sich darstellte; solche Stellen traten mir namentlich in der Pars membranacea und dem hinteren Abschnitt der Pars cavernosa beim Erwachsenen entgegen.

In den einzelnen Abschnitten der Harnröhre verhält sich das Epithel an meinen Präparaten folgendermassen: Der vordere Teil

---

[1]) loc. cit. S. 33, 27.

der Fossa navicularis ist von mehrschichtigem Pflasterepithel bedeckt (Fig. 29); hier bildet das Bindegewebe der Schleimhaut auch gut entwickelte Papillen. Schon im rückwärtigen Teil der Fossa navicularis tritt jedoch Cylinderepithel an die Stelle des Pflasterepithels. Die cylindrischen Zellen sind gegen die Lichtung der Harnröhre geradlinig begrenzt; einen Kutikularsaum, wie ihn Oberdieck beschreibt, konnte ich nicht wahrnehmen. Ihr Protoplasma weist bei der Pikrofuchsin-Färbung eine braune Färbung auf, während die in mehreren Schichten zwischen ihren basalen Enden eingeschalteten Ersatzzellen ungefärbt bleiben. Die Kerne der cylindrischen Zellen sind länglich, die der Ersatzzellen eher rund, besonders diejenigen der tiefer liegenden Zellen. Mit Ausnahme einiger Stellen, wo das Epithel nur aus einer Schichte cylindrischer Zellen besteht, wird die Schleimhaut der ganzen Pars cavernosa und membranacea und selbst die des vorderen Teiles der Pars prostatica von derartigem Epithel bedeckt; ein Unterschied zwischen dem Epithel dieser Teile ist nicht nachweisbar. Das Epithel des rückwärtigen Teiles der Pars prostatica ist dem der Blasenschleimhaut ähnlich. Einzelne Autoren beschrieben im Bulbus Pflasterepithel; ich konnte solches nicht beobachten. Auf dem Colliculus seminalis der Harnröhre des zweijährigen Knaben dagegen finde ich stellenweise gewöhnliches mehrschichtiges Pflasterepithel.

2. Muskulatur.

Der Darstellung der glatten Muskulatur der Harnröhre möchte ich vorausschicken, dass ich nur jene Muskellagen als zur Urethra gehörig auffasse, die unmittelbar unter der Schleimhaut oder richtiger im Gebiet derselben, einwärts vom Balkenwerk des Corpus cavernosum liegen. Von diesem Gesichtspunkt betrachtet, kann man sagen, dass eine Muskulatur nur im Bereich der Pars prostatica, der Pars membranacea und im hinteren Drittel der Pars cavernosa vorhanden ist; sie umgibt die Harnröhre in zwei Schichten: einer inneren longitudinalen und einer äusseren ringförmigen. In den ganzen zwei vorderen Dritteln der Pars cavernosa vermisse ich beim zweijährigen Knaben (Fig. 29), trotz sehr genauer Durchmusterung der Schnittserie, Muskelelemente; verfolgt man die Schnittserie in der Richtung von vorn nach hinten, so konstatiert man, dass erst etwa 3 mm vor der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen die ersten

Muskelzelien auftreten und zwar in Form einer longitudinalen Schichte, und zunächst nur an der oberen Wand der Harnröhre. In der Richtung gegen den Bulbus zeigt diese Schichte eine allmähliche Zunahme. An der Stelle, wo die Ausführungsgänge der Cowperschen Drüsen münden, erstreckt sich diese Längsmuskulatur auch schon auf die Seitenwände der Harnröhre; weiter hinten tauchen zwischen den Ausführungsgängen der genannten Drüsen auch entsprechend der unteren Wand der Harnröhre Muskelelemente auf, sodass im hinteren Gebiet des Bulbus die Harnröhre bereits von einer zusammenhängenden Lage longitudinaler Muskulatur umgeben erscheint. Von einer zirkulären Schichte konnte ich im vorderen Abschnitt des Bulbus noch nichts wahrnehmen; höchstens traten mir innerhalb der Längslage einzelne mehr schief oder zirkulär verlaufende Bündel entgegen. Im rückwärtigen Teil des Bulbus verschwindet allmählich das Balkenwerk des Schwellkörpers, zunächst auf der oberen und dann auf der seitlichen Wand der Harnröhre, wodurch die der Tunica albuginea zugehörige zirkuläre Muskulatur an die Längsmuskulatur der Schleimhaut unmittelbaren Anschluss gewinnt, sodass die Muskulatur der Schleimhaut von hier ab zu einer zweischichtigen wird. Die zirkulären Muskelzellen erstrecken sich aber von der oberen Wand der Harnröhre auch auf die seitliche und die untere Wand, die noch vom cavernösen Gewebe bedeckt ist, sodass im hintersten Teile des Bulbus die Muskulatur sich bereits im ganzen Umfange der Urethra als eine zweischichtige darstellt.

Noch ausgesprochener tritt uns diese Zweischichtigkeit in der Pars membranacea entgegen. Die innere longitudinale Lage erscheint stärker als in der Pars cavernosa und lässt ihrerseits wieder zwei Lagen unterscheiden: eine innere, unmittelbar unter dem Epithel gelegene, die vom Bindegewebe diffus durchflochten ist und eine äussere, in der sich die Muskelzellen zu Bündeln gruppieren, welche Bündel in der oberen Wand am stärksten sind. Die äussere zirkuläre Muskulatur bildet einen vollkommenen Ring; sie wird von dem quergestreiften M. compressor urethrae umgeben, dessen Fasern sich stellenweise mit den zirkulären glatten Elementen verflechten. Die zirkuläre Muskelschichte stellt im Vergleich zur kräftigen Längsmuskulatur eine dünne Lage dar, die man gleichsam als eine Fortsetzung der Muskulatur

der Tunica albuginea des Corpus cavernosum urethrae auffassen kann. Auch in der Pars prostatica, in welcher die beiden Schichten die Harnröhre vollkommen umgeben, ist die longitudinale Lage stärker. Im Colliculus seminalis treten uns einzelne Muskelbündel entgegen, welche vom Gipfel des Hügels gegen seine Basis verlaufen und sich unter Durchsetzung der Längsschichte mit der zirkulären Lage verbinden, deren abgelöste Bündel sie darstellten. Die oben beschriebenen zwei durch die Anordnung der Muskelzellen verschiedenen Lagen der Längsschichte lassen sich auch hier nachweisen. Die zirkuläre Schichte erscheint hier um ein Geringes stärker als in der Pars membranacea; auch ist zwischen ihren Bündel und denen der Längsschichte eine geringe Verflechtung zu beobachten. An ihrer äusseren Grenze geht die zirkuläre Lage der Harnröhrenmuskulatur ohne scharfe Abgrenzung in die Muskulatur der Prostata über. Gegen den Blasenhals zu zeigt die longitudinale Muskulatur eine allmähliche Verminderung, während die zirkuläre im Gegenteil eine Vermehrung erkennen lässt, wodurch sie zu der stärkeren Schichte wird.

Diese Beschreibung, der die Harnröhe des zweijährigen Knaben zu Grunde gelegt ist, trifft auch für die Harnröhre des Erwachsenen zu, wie ich dies durch die Untersuchung der Urethrae zweier Erwachsener bestätigen konnte; der Unterschied ist bloss ein quantitativer, indem sich hier beide Muskelschichten stärker darstellen.

Somit fasse ich meine Befunde in Beziehung auf die Muskulatur der Harnröhre folgendermassen zusammen: die Muskulatur der Schleimhaut erstreckt sich vom Orificium internum bis zu einer nur etwas vor der Mündung der Ausführungsgänge der Cowperschen Drüsen gelegenen Stelle. Sie ist hauptsächlich longitudinal. Die longitudinale Muskulatur beschränkt sich in der Pars cavernosa auf die obere und seitliche Wand der Harnröhre, während sie im rückwärtigen Teil des Bulbus, in der Pars membranacea und in der Pars prostatica die ganze Urethra umgibt, wobei sie auch stärker ist; in der Pars prostatica hängt sie mit den glatten Muskeln der Prostata zusammen. Die zirkuläre Muskulatur, welche die longitudinale umgibt, ist am Orificium internum drei bis viermal so stark als die longitudinale und umgibt hier, ebenso wie auch in der Pars prostatica und mem-

branacea, wo sie jedoch nur mehr eine dünne Schichte darstellt, die ganze Harnröhre; im Bulbus verschwindet sie allmählich, zuerst in der unteren, dann in der seitlichen und schliesslich in der oberen Wand der Urethra.

Vorstehende Angaben stehen in auffallendem Gegensatz zu der Darstellung, die Zuckerkandl kürzlich von der Muskulatur der Harnröhre gegeben hat. Zuckerkandl[1]) sagt, dass nach seinen Präparaten „die glatte Muskulatur in der Pars cavernosa gut entwickelt ist und sich bis in den Eichelteil der Harnröhre nach vorn erstreckt", während ich die Muskulatur bereits im mittleren Drittel der Pars cavernosa vermisse. Der Unterschied klärt sich teilweise durch eine weitere Bemerkung Zuckerkandls auf: dieser Forscher setzt nämlich hinzu, dass ein Teil dieser Muskulatur in die Albuginea eindringt. Zukerkandl rechnet also offenbar auch jene Muskelbündel zur Muskulatur der Harnröhre, die im Bereiche des Schwellkörpers und sogar ausserhalb desselben liegen und die ich von der eigentlichen Harnröhrenmuskulatur scharf unterschieden wissen möchte. Ich kenne jene Muskelbündel, sie liegen hauptsächlich an der oberen Wand des Corpus cavernosum urethrae. Damit ist aber der Gegensatz nur teilweise aufgehoben, da Zuckerkandl einen zweiten, inneren Teil der bis in die Eichel sich erstreckenden Muskulatur erwähnt, der innerhalb der Schleimhaut verbleibe. Ich möchte nochmal bemerken, dass ich derartige Muskelzellen in den vorderen zwei Dritteln der Pars cavernosa vermisst habe.

Meine Befunde stehen in dieser Hinsicht in Übereinstimmung mit denjenigen Waldeyers (Das Becken, 1899, S 405), nach dessen Darstellung die glatte Muskulatur sich schon am Anfangsteile der Pars cavernosa in einzelne Bündel auflöst, welche mit der Muskulatur des cavernösen Gewebes sich in Verbindung setzen. Sie geht distal über die Pars trigonalis nicht weit hinaus.

3. Drüsen.

Die Drüsen der männlichen Harnröhre werden von den meisten Autoren in zwei Gruppen geteilt: in die innerhalb der Schleimhaut liegenden und in diejenigen, welche sich mit ihren unteren Enden in das Corpus cavernosum erstrecken. Diese Einteilung finde auch ich gerechtfertigt. Die erstere Gattung

[1]) loc. cit., S. 70.

Drüsen werden von Henle[1]) „einfach traubenförmige“, von P. Delbet[2]) „glandes intramuqueuses, follicules“ genannt. Sie zeigen einen recht einfachen Bau, indem sie meistens aus einer einzigen, in der Schleimhaut sitzenden Alveole bestehen, deren Durchmesser 70—100 μ beträgt (Fig. 26); nur manchmal erscheint die Drüse aus 2—3 Alveolen zusammengesetzt. Sie werden von einem cylindrischen Epithel ausgekleidet, dessen stark gekörnte Zellen gegen die stets nachweisbare Lichtung hin unregelmässig begrenzt sind; der rundliche Kern befindet sich im basalen Teil der Zelle. Dicht an der Membrana propria erkennt man zwischen den Cylinderzellen kleine Ersatzzellen. Solche einfach gebaute oberflächlich liegende Drüsen findet man in allen Teilen der Harnröhre, besonders aber in der Pars cavernosa.

Die submukösen Drüsen (Fig. 27, 28, 29) unterscheiden sich von den genannten zunächst dadurch, dass sie sich unter die Schleimhaut erstrecken, d. h. in der Pars cavernosa in das Balkenwerk des Schwellkörpers und in der Pars membranacea in die Muskulatur hineindringen. Sie verhalten sich in manchen Beziehungen etwas verschieden in der Pars cavernosa und in der Pars membranacea. In ersterer zeigen sie folgende Verhältnisse. Verfolgt man den Ausführungsgang von seiner Mündung gegen den Drüsenkörper hin, so sieht man, dass er in der Mehrzahl der Fälle eine schief gegen die Harnblase gewendete Richtung einschlägt. Der Drüsenkörper liegt also zumeist proximalwärts von der Mündungsstelle. Davon gibt es aber auch Ausnahmen und man sieht namentlich an der unteren Wand und in den hinteren Abteilungen der Pars cavernosa einzelne kleinere Drüsen dieser Art, deren Ausführungsgang senkrecht verläuft oder gar von der Mündungsstelle gegen das Orificium externum gerichtet ist. Im proximalen Drittel der Pars cavernosa fehlen die submukösen Drüsen; ich konnte dies sowohl an der Urethra des zweijährigen Knaben, wie auch an derjenigen zweier Erwachsenen bestätigen. Erst in der Gegend der Einmündungsstelle der Glandulae Cowperi treten die ersten Drüsen auf. Die Ausführungsgänge werden gegen den vorderen Teil der Pars cavernosa allmählich länger und im Zusammenhange damit der schiefe Verlauf derselben ausgesprochener: in den vorderen Teilen laufen

[1]) J. Henle, Systematische Anatomie, Bd. II, S. 433.

[2]) loc. cit., S. 147.

die Gänge fast parallel mit der Harnröhre. Am zahlreichsten findet man diese Drüsen an der oberen Wand der Urethra, hier findet man auch die grössten; spärlicher sind sie an der unteren und seitlichen Wand, welch' letzterer die kleinsten Drüsen angehören. Ihre Verzweigung innerhalb des Schwellkörpers kann nicht als traubenförmig bezeichnet werden, indem die 3—4 Tubuli in die sie sich teilen, nebeneinander liegen bleiben und fast bis zu ihrer Endigung als gestreckte Röhren parallel verlaufen. Einzelne teilen sich gegen ihr Ende hin nochmal, wobei aber die Äste wieder nicht auseinanderweichen. An den Tubuli bemerkt man seitlich kleine höckerartige Aussackungen. Der ungeteilte Abschnitt, den man als Ausführungsgang bezeichnen kann, zeigt ein Cylinderepithel, das sich von demjenigen der Urethra dadurch unterscheidet, dass die Zellen gegen das Lumen nicht so scharf und geradlinig begrenzt sind wie dort und dass ihre Kerne nicht wie im Harnröhrenepithel in der Mitte der Zellhöhe, sondern basal liegen. Im Drüsenkörper, d. h. in den aus der Verzweigung des Ausführungsganges bestehenden Schläuchen und ihren Aussackungen findet sich ein ähnliches, aus 12 μ hohen Zellen bestehendes Epithel, mit dem Unterschied jedoch, dass im Protoplasma der Zellen eine ausgesprochene, auf die Drüsenfunktion derselben hinweisende Körnelung besteht. An den Stellen, wo dieses Epithel der Fläche nach getroffen ist, zeigen die Zellen eine sechseckige Kontur.

Die Beschreibung und Abbildung, die Maziarski[1]) von einer Littreschen Drüse der männlichen Harnröhre nach einem Modell gibt, bezieht sich auf eine submuköse Drüse und kann nicht als Prototyp sämtlicher Littreschen Drüsen anerkannt werden.

Die submukösen Drüsen des rückwärtigen Abschnittes der Pars membranacea (Fig. 29), welche sich wie gesagt mit ihren unteren Teilen in den glatten Spincter erstrecken, unterscheiden sich von denjenigen der Pars cavernosa sehr wesentlich dadurch, dass eine jede Verzweigung fehlt. Die eigentliche Drüse besteht aus einer einfachen direkten Fortsetzung des Ausführungsganges, von dem sie sich nur durch ein etwas weiteres Kaliber und durch die körnige Beschaffenheit ihres Epithels unterscheidet. Hier

---

[1]) St. Maziarski, Anatomische Hefte, Bd. 18, 1902, S. 173 cfr. S. 207 und Taf. XIII, XIV, F. 11.

haben wir also einfache tubulös-alveoläre Drüsen vor uns, im Gegensatz zu denjenigen der Pars cavernosa, die als zusammengesetzte zu bezeichnen sind, und in einem gewissen Gegensatz auch zu den intramukösen Drüsen, die mit Rücksicht auf ihre birnförmige Gestalt als einfache oder stellenweise zusammengesetzte rein alveoläre Drüsen aufgefasst werden können.

In der Schleimhaut der Pars cavernosa gewahrt man schon mit freiem Auge einzelne schief proximalwärts gerichtete Vertiefungen: die seit alters bekannten Lacunae Morgagni. Vergleicht man die Beschreibung, die die einzelnen Autoren von diesen Lakunen geben, so findet man, dass in manchen Einzelheiten grosse Unterschiede herrschen.

Die wichtigsten Äusserungen hierüber sind folgende:

Henle: „Feine, punktförmige, jedoch mit freiem Auge sichtbare Öffnungen, Lacunae, erstrecken sich in Längsreihen von der Valvula fossae navicularis bis in die Gegend des Gipfels der Krümmung des cavernösen Teils der Urethra, selten weiter nach hinten“. — „Die Lakunen sind die Mündungen enger, zuweilen buchtiger, von der Urethralschleimhaut und deren Epithelium ausgekleideter Gänge, welche fast ohne Ausnahme von der Mündung aus, der Achse der Urethra parallel, rückwärts gegen die Wurzel des Penis verlaufen und, einfach oder unter spitzem Winkel in zwei bis drei Äste geteilt, blind enden. Ihre Länge beträgt 8—12 mm, ihr Querdurchmesser 0,5 mm, die Mächtigkeit ihres Epitheliums 30 μ. In der Regel liegen sie ganz in der Dicke der Schleimhaut, indem sie der Oberfläche parallel und dicht unter derselben verlaufen, ausnahmsweise senken sie sich mit ihrem blinden Ende in die Maschen des cavernösen Gewebes. Den Namen Drüsen scheinen mir diese blinden Gänge nicht zu verdienen, wenn sie auch zuweilen die Ausführungsgänge ähnlicher, kleiner, traubiger Drüsen aufnehmen, wie sie auch die ebene Oberfläche der Urethra besitzt.“

Kölliker[1]): „Lacunae Morgagni hat man kleine unbeständige Gruben der Schleimhaut genannt, in denen ich nichts Drüsiges wahrzunehmen vermag.“

Toldt[2]): „Unter der Bezeichnung „Lakunen“ der Harnröhre versteht man kleine, blind endigende, grubige Vertiefungen

[1]) A. Kölliker: Gewebelehre, 5. Aufl., Leipzig 1867, S. 539.

[2]) C. Toldt: Lehrbuch der Gewebelehre, 1884, S. 507.

ihrer Oberfläche, in welchen mitunter Ausführungsgänge von Littreschen Drüsen münden."

Oberdieck[1]) unterscheidet scharf zwischen Drüsen und Lakunen. Letztere sind röhrenförmige Vertiefungen der Schleimhaut, in welche konstant Drüsen münden. Das Epithel der Lakunen ist von dem der Urethra mit Ausnahme der Mündungsstelle scharf unterschieden dadurch, dass die Zellen nach oben hin offen sind, wie die Becherzellen des Magens und Darms, ferner, dass die Kerne in der Peripherie des Zellleibes liegen. Die Drüsen münden nicht alle in die Lakunen, sondern können direkt in das Lumen der Harnröhre übergehen.

P. Delbet[2]) beschreibt sehr genau die Lage, Anordnung und Dimensionen der Lakunen und hebt hervor, dass sie durchaus dieselbe Struktur haben wie die Harnröhre und daher nicht als Drüsen, sondern als Depressionen der Schleimhaut aufzufassen sind.

Nach Ebner[3]) lassen sich die Littreschen Drüsen von den Lacunae Morgagni nicht sondern, welche in der Hauptsache nur Drüsenmündungen sind. Auf Seite 495 hebt Ebner nochmals hervor, dass die Lakunen wesentlich nur die Mündungen von Gängen sind, die sich in der Tiefe verzweigen. Drüsen im gewöhnlichen Sinne des Wortes sind die Urethraldrüsen überhaupt nicht. Es handelt sich in der Hauptsache um verzweigte Gänge, die dasselbe Cylinderepithel tragen, wie die Harnröhrenschleimhaut und da und dort oft plötzlich in seitliche Ausbuchtungen übergehen. So lassen sich die Urethraldrüsen morphologisch schwer abgrenzen und insbesondere von den Lakunen, in welche sie münden, nicht scharf trennen.

Zuckerkandl[4]) scheint der Ansicht zu sein, dass alle Littreschen Drüsen in die Lakunen münden und dass diese somit nichts anderes darstellen als den erweiterten, oberflächlichen Teil der Ausführungsgänge dieser Drüsen.

Mein Standpunkt ist in dieser Frage folgender: Die mit freiem Auge sichtbaren Vertiefungen der Schleimhaut, die altbekannten Lacunae Morgagni sind scharf zu unterscheiden von

---

[1]) loc. cit. S. 34.

[2]) loc. cit. S. 147.

[3]) loc. cit. S. 483.

[4]) loc. cit. S. 74.

den Drüsen. Sie stellen wirklich nichts anderes dar als grubenförmige Einsenkungen der Schleimhaut, welchen Charakter sie hauptsächlich dadurch dokumentieren, dass sie ganz mit demselben Epithel bekleidet sind wie die Harnröhre selbst. In diese Lakunen können nun Drüsen münden, aber notwendig ist dies nicht, ebenso wie ja auch an anderen Stellen der Harnröhrenschleimhaut eine solche Einmündung stattfinden kann oder nicht. Ich setze mich hierdurch in Gegensatz zu einigen Autoren, die die Lakunen konstant Drüsen aufnehmen lassen und die sie damit gewissermassen als erweiterte Ausführungsgänge von Littreschen Drüsen betrachten. Ich finde hierzu die Berechtigung darin, dass ich Lakunen beobachtet habe, die ganz ohne Beziehung zu Drüsen waren; aber auch an Stellen, wo in die Lakune Drüsen münden (gewöhnlich eine einzige grosse submuköse Drüse), lässt sich die Grenze zwischen Lakune und Drüsen durch die Verschiedenheit des Epithels scharf ziehen. Wenn Oberdieck die Verhältnisse so beschreibt, dass die Lakunen in der Nähe ihrer Ausmündung das gewöhnliche Urethralepithel, in ihren tieferen Teilen aber schon ein verändertes Drüsenepithel aufweisen, so glaube ich diese Angabe dahin deuten zu dürfen, dass der genannte Forscher den in die Lakune mündenden Ausführungsgang einer Drüse zu dieser noch hinzugerechnet hat. Für mich ist nur jener oberflächliche Teil der Vertiefung die eigentliche Lakune, deren Epithel mit dem der Harnröhre übereinstimmt. Gesichert wird die Richtigkeit dieser Deutung durch die Beobachtung von Lakunen, die der Drüsen vollkommen ermangeln.

Somit muss ich mich im Gegensatz zu den neueren Autoren vollkommen auf den Standpunkt von Toldt und Kölliker stellen, die die Lakunen als Bildungen sui generis auffassen, welche mit den Drüsen nicht verwechselt werden dürfen.

An der Urethra des zweijährigen Knaben bot sich mir Gelegenheit, stark entwickelte paraurethrale Gänge zu beobachten. Es finden sich davon drei. Sie münden alle oberhalb des Orificium externum in einer senkrechten, die Richtung des Orificiums fortsetzenden Linie. Durch graphische Rekonstruktion wurden die Verhältnisse der Gänge genau festgestellt. Sie verlaufen ungeachtet kleiner Krümmungen im grossen und ganzen parallel mit der Harnröhre. Der oberste ist bloss 1,9 mm lang, es ist

dies der kürzeste von den drei Gängen; auch zeigt er insofern viel einfachere Verhältnisse, als er der Seitenäste gänzlich entbehrt. Der Gang ist von mehrschichtigem Pflasterepithel bedeckt und steht nicht mit Drüsen im Zusammenhange. Der mittlere ist 7,5 mm lang; hier erstreckt sich das Pflasterepithel bloss in das vordere Drittel des Ganges, von hier ab weist der Gang ein Cylinderepithel auf. In seinen hinteren Teilen lässt der Gang einige Seitenäste aus sich hervorgehen, die ebenso wie der Hauptgang mit einigen alveolenartigen Ausbuchtungen versehen sind. Der unterste Gang ist der längste: seine Länge beträgt 12 mm, sein Durchmesser in der queren Richtung 360 μ, in der senkrechten 160 μ. Dieser Gang ist nur in der Ausdehnung von 1 mm mit Pflasterepithel ausgekleidet, der übrige Teil weist Cylinderepithel von 60 μ Höhe auf. Seitenäste und Alveolen sind hier noch zahlreicher als beim mittleren Gang.

Den obersten Gang würde ich als ein Analogon der Lakunen der Harnröhrenschleimhaut, die beiden unteren als submuköse Drüsen, welche an abnormer Stelle münden, auffassen. In der Tat stimmen diese Gänge sowohl in Bezug auf ihre Verästelung, wie ihr Epithel mit den Drüsen der Urethra überein, nur der einzige unwesentliche Unterschied ist zu verzeichnen, dass der Ausführungsgang in der Nähe seiner Mündung ein Pflasterepithel aufweist, als Fortsetzung der Epidermis der Eichel.

Das, was ich als Lakune auffasse, würde dem entsprechen, was Paschkis[1]) neuerdings Krypten nennt, meine Drüsen dagegen den paraurethralen Gängen sensu strictori dieses Autors. Nur sind diese Gänge in meinem Falle, mit Abrechnung ihres Anfangsteils, nicht von Pflaster- oder Übergangsepithel bedeckt, wie es Patschkis schildert, sondern von demselben Cylinderepithel wie die Ausführungsgänge der Urethraldrüsen.

Zum Schluss erlaube ich mir, Herrn Prof. Dr. M. v. Lenhossék für seine freundliche Unterstützung bei vorliegender Arbeit meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

---

[1]) R. Paschkis: Zur Kenntnis der accessorischen Gänge am Penis. Arch. f. Dermat. und Syphilis, Bd. 60, 1902.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXIV—XXXVI.

Fig. 1—8 wurden bei zehnfacher Lupenvergrösserung gezeichnet. Vergrösserung 6 : 1.
Fig. 1. Äussere Genitalien des Embryos von 20 mm Rumpflänge.
Fig. 2. Äussere Genitalien des ♂ Embryos von 28 mm Rumpflänge.
Fig. 3. Äussere Genitalien des ♂ Embryos von 45 mm Rumpflänge.
Fig. 4. Äussere Genitalien des ♂ Embryos von 60 mm Rumpflänge.
Fig. 5. Äussere Genitalien des ♂ Embryos von 70 mm Rumpflänge.
Fig. 6. Äussere Genitalien des ♂ Emdryos von 80 mm Rumpflänge.
Fig. 7. Äussere Genitalien des ♂ Embryos von 105 mm Rumpflänge.
Fig. 8. Äussere Genitalien des ♂ Embryos von 120 mm Rumpflänge.
Fig. 9, 11 und 13. Photographien von Wachsmodellen, welche bei 25 facher Vergrösserung ausgeführt wurden.
Fig. 9. Kaudales Ende des Embryos von 20 mm Rumpflänge.
Fig. 10. Medianschnitt dieses Modells.
Fig. 11. Penis des Embryos von 68 mm Rumpflänge.
Fig. 12. Medianschnitt desselben.
Fig. 13. Penis des Embryos von 105 mm Rumpflänge.
Fig. 14. Medianschnitt desselben.

Bei Fig. 10, 12 und 14 bedeutet: E = Epithelhörnchen; G = Genitalhöcker; SU = Septum urethrale; S. U. G. = Sinus urogenitalis; D = Darm; W = Wirbelsäule; R = Rückenmark; CCG = Corpus cavernosum glandis; CCP = Corpus cavernosum penis; P = Präputium; U — Urethra; F = Durchschnitt des ventralen Teils der Glans, des Frenulums und des Präputiums.

Fig. 15. wurde bei Lupenvergrösserung gezeichnet und stellt das zirka sechsmal vergrösserte kaudale Ende eines weiblichen Embryos von 31 mm Rumpflänge dar.
Fig. 16. Längsschnitt durch den Penis des Embryos von 45 mm Rumpflänge. In der Einschnürung hinter der Eichel erscheint das Epithel verdickt.
Fig. 17, 18, 19. Durchschnitte der epithelialen Präputialleiste bei den ♂ Embryonen von 60, 72 und 80 mm Rumpflänge. Das Präputium ist von einer Lage niedriger Zellen bedeckt, welche von den Zellen der Präputialleiste verschieden sind.
Fig. 20. Querschnitt durch die Glans des ♂ Embryos von 70 mm Rumpflänge. Das Präputium besitzt ein eigenes Epithel, dessen Zellen man leicht von denjenigen der Epithelmasse zwischen Präputium und Eichel unterscheiden kann. P = Präputium; G = Glans.
Fig. 21. Epithelperlen im Epithel zwischen Glans und Präputium. ♂ Embryo von 105 mm Rumpflänge.
Fig. 22. Graphische Rekonstruktion (Vergrösserung 35) einer dritten Cowperschen Drüse (B) bei dem ♂ Embryo von 70 mm Rumpflänge. U = Urethra; A = Cowper'sche Drüsen.

Fig. 23—25. Photographien von Wachsmodellen, welche in 100facher Vergrösserung hergestellt wurden. Von der Wand der Urethra wurde nur deren Epithel modelliert.

Fig. 23. Ein Abschnitt der Pars cavernosa urethrao des ♂ Embryos von 65 mm Rumpflänge. Es fällt die bedeutende Dicke des Epithels auf. An der oberen Harnröhrenwand befindet sich eine kolbenförmige 120 μ lange Drüse.

Fig. 24. Aus der Pars cavernosa des ♂ Empryos von 105 mm Rumpflänge. In der oberen Wand der Urethra mündet eine 300 μ lange, mit einem kleinen Seitenast versehene Drüse.

Fig. 25. Aus der Pars cavernosa des ♂ Embryos von 180 mm Rumpflänge. Eine verzweigte 300 μ lange Drüse an der oberen, kleinere Drüsen an der unteren, oberen und seitlichen Wand.

Fig. 26. Intramuköse Drüse aus der Pars cavernosa urethrae des zweijährigen Knaben.

Fig. 27. Längsschnitt der Einmündung einer submukösen Drüse aus der Pars cavernosa des zweijährigen Knaben.

Fig. 28. Querschnitt einer grossen submukösen Drüse der Pars cavernosa des zweijährigen Knaben.

Fig. 29. Graphische Rekonstruktion der Harnröhre eines zweijährigen Knaben. Die Rekonstruktion wurde bei 17facher Vergrösserung ausgeführt. Die vorliegende Zeichnung ist eine Verkleinerung des Originals auf ein Drittel und daher ein ungefähr sechsmal vergrössertes Bild der Harnröhre. Die auf der Zeichnung angegebene Lichtung der Harnröhre entspricht nicht deren tatsächlicher Weite, sondern ist eine seitliche Projektion derselben. Das Pflasterepithel in der Fossa navicularis und in den paraurethralen Gängen ist durch eine breitere Linie bezeichnet. Die Zeichnung gibt eine Übersicht der Anordnung und Zahl der submukösen Urethraldrüsen, welche im rückwärtigen Teil der Pars cavernosa und im vorderen Abschnitt der Pars membranacea fehlen; die kleinen intramukösen Drüsen sind nicht dargestellt. Die Ausführungsgänge der Protasta (ungefähr 45) sind zwar alle eingezeichnet, ihre Verzweigung ist jedoch nicht rekonstruiert. An den Ausführungsgängen der Cowperschen Drüsen befinden sich kurze Seitenäste und Ausbuchtungen. Die Muskulatur, bezüglich deren auf den Text zu verweisen ist, wird schematisch durch longitudinale und zirkuläre Linien angedeutet. Im Colliculus seminalis sind die Vesicula prostatica und die Ductus ejaculatorii eingezeichnet. PC = Pars cavernosa; PM = Pars membranacea; PP = Pars prostatica.

Aus dem pathologisch-anatomischen Institut in Wien.
Vorstand: Hofrat Prof. Weichselbaum.

Die Rückbildung der Arterien im puerperalen Meerschweinchenuterus.

Von

Dr. **Lucius Stolper** und Dr. **Edmund Herrmann.**
Frauenarzt in Wien. Frauenarzt in Wien.

Hierzu Tafel XXXVII.

Die Ergebnisse dieser Arbeit wurden zwar schon am X. Kongress der Deutschen Gynäkologen in Würzburg (Juni 1903) mitgeteilt und an schematischen Zeichnungen demonstriert, doch macht es die Natur des Gegenstandes notwendig, ausführlicher darauf einzugehen, als es in der karg bemessenen Zeit eines Kongresses möglich ist, umsomehr als es sich um systematische Untersuchungen handelt, wie sie in dieser Ausdehnung noch nicht vorhanden sind. Es war naheliegend, Tiermaterial für diese Untersuchungen zu benützen, weil menschliches in der nötigen Vollständigkeit nur schwer zu beschaffen ist, und wenn auch die gefundenen Resultate nicht ohne weiters auf den Menschen bezogen werden können, so ergibt sich, abgesehen vom rein wissenschaftlichen Interesse doch manche Analogie, die eine solche Untersuchung rechtfertigt. Dass wir das Meerschweinchen als Untersuchungsobjekt wählten, erklärt sich daraus, dass wir gelegentlich unserer Studien über Eieinbettung beim Meerschweinchen zahlreiche puerperale Uteri gewannen und hier in so auffallender Weise jene Gefässveränderungen fanden, über die wir hier berichten wollen.

Die Durchsicht der Literatur ergab nur wenig Anhaltspunkte; heisst es doch in der neuesten Auflage des Handbuches der Gewebelehre von Kölliker-Ebner vom Jahre 1902, dass die näheren Vorgänge über die Rückbildung der Arterien noch nicht erforscht sind.

Immerhin waren die Gefässe im puerperalen Uterus schon oft Gegenstand der Untersuchung, wenngleich es sich meist nur um die sogenannten Placentarsinus und die Gefässe der Serotina, nicht aber auch der Muscularis und Serosa handelt.

So beschreibt Friedländer (1) schon 1876 das Auftreten von grossen, dunkelgranulierten, oft mehrkernigen Zellen, die eine mehr oder weniger vollständige Verstopfung der Uterinsinus bewirken.

Leopold (2) bestätigt ein Jahr später diesen Befund und nimmt wie dieser an, dass es sich um eingewanderte Elemente handelt.

In der Deutung des Befundes tritt ihnen Patenko (3) entgegen, der die Zellpfröpfe in den Gefässen der Placentarstelle als ein Produkt der Proliferation und Hypertrophie der Bindegewebselemente ansieht, die sich aus der Organisation des Blutes in den Venen ausbildet. Der grössere Reichtum an zelligen Elementen rühre von einer starken Proliferation des Endothels der Intima her.

Wie wir sehen, handelt es sich hier immer nur um die venösen Placentarsinus.

Über die Rückbildung der Venen überhaupt sind heute im Allgemeinen die Acten geschlossen. Wir wissen, dass dieselben thrombosieren und schliesslich der Thrombus sich organisiert, ein Vorgang, den wir im Meerschweinchenuterus ebenso beobachten können, wie beim Menschen, und den wir an unserem Material in allen Stadien verfolgen konnten.

Mit der Rückbildung der Arterien beschäftigt sich zuerst und in eingehenderer Weise eine Arbeit von Balin (4), der auf Grund von Untersuchungen an menschlichen puerperalen Uteris zum Schluss gelangt, dass die grösseren Arterien der mittleren und äusseren Gefässlage durch eine Bindewebswucherung der Intima obliterieren oder verengt werden, wobei in den obliterierenden Gefässen die Media durch Verfettung der Muskulatur zu Grunde geht. In den fortbestehenden Gefässen verfällt die Media nur teilweise dem Schwund. Mit diesen Ergebnissen erscheint der Gegenstand vollkommen abgeschlossen.

Erst 12 Jahre später findet Riess (5) in seiner Arbeit über die Rückbildung des puerperalen Uterus die Gefässe entweder gänzlich verödet oder in Stadien, welche der Verödung nahe sind. Nur wenige Gefässe waren funktionstüchtig; „Die veränderten Gefässe haben mitunter folgendes Aussehen: Die an das Endothel angrenzende Schicht, bildet einen homogenen, schimmernden Ring, in welchen nur wenige oder gar keine Zellen

eingestreut sind. Bei den grösseren Gefässen sieht man mehr weniger deutliche Zellkerne oder auch ungleiche, deutlich abgrenzbare, einzelne längliche Zellen, welche zwiebelschalenartig um das Gefäss herumgelagert waren. Das Endothel zeigt besonders schön an den kleinsten Kapillaren eine starke Wucherung, sodass das Lumen sehr unregelmässig begrenzt erscheint."

Auch Broers (6) erklärt die Verschliessung der Arterien aus einer Wucherung der Intima.

Während die bisher genannten Autoren ihre Beobachtungen am Menschen gemacht haben, finden wir in der Folge noch zwei Arbeiten, denen Tiermaterial zu Grunde liegt.

Die erste von Silvansky (8) bezieht sich auf Studien an weissen Ratten und Meerschweinchen, und erwähnt nur, dass die meisten Gefässe veröden, während ein Teil des Bindegewebes hyalin degeneriert.

Die zweite von d'Erchia (7) interessiert uns deswegen, weil sie sich eingehender mit dem Meerschweinchen beschäftigt, wenn es ihm auch weniger auf das Studium der Rückbildung der Gefässe ankommt. Doch bemerkt er diesbezüglich, dass schon während der letzten Tage der Tragzeit und in den ersten Tagen des Puerperium an der Placentarstelle in der Muskelwand und der Gefässwände Zellhaufen — „eine Art Riesenzellen" — zu finden sind, welche sich auf Kosten des Bindegewebes entwickeln. Während der puerperalen Rückbildung sind ausser diesen mehrkernigen Zellen die im Lumen der Gefässe befindlichen Riesenzellen hervorgehoben. Diese entstehen nach d'Erchia durch Wucherung aus dem Endothel.

Überblicken wir noch einmal die Ergebnisse der Literatur so stimmen fast alle Autoren darin überein, dass die Rückbildung der Arterien in der Weise vor sich geht, dass in der Intima eine Bindegewebswucherung stattfindet. Nur Riess erwähnt einen homogenen, schimmernden Ring mit wenig oder gar keinen Zellen unterhalb des Endothels und Silvanski spricht von einer hyalinen Degeneration des Bindegewebes. Balin hat in den durch Wucherung der Intima obliterierten Gefässen eine Verfettung der Muskulatur gesehen. D'Erchia führt — allerdings nicht als Erster — ein neues Element ein, indem er Riesenzellen in der Gefässwand beschreibt, die er für gewucherte Bindegewebszellen hält. Über diese Zellen und ihren Ursprung werden wir

noch ausführlicher zu sprechen haben, doch fällt in all diesen Arbeiten eine Lücke auf: Es fehlt die Erklärung für die Entstehung einer solchen Wucherung, für die Ursache derselben und für ihre Lokalisation in der Intima. Während bei der Rückbildung der Venen uns die Vorgänge ganz klar sind und wir in der Stagnation des Blutes ohne weiters die Erklärung für die weiteren Vorgänge finden, ist in den Arterien der Faktor, der die Rückbildung anregt, keineswegs bekannt. Die Entleerung des Uterus kann eine Kompression der Gefässe bewirken, ferner kann durch die Wirkung der kontraktilen Elemente der Gefässwand eine vorübergehende Verengerung der Gefässe eintreten, damit ist aber noch keineswegs die Ursache, der Anstoss zu einer Bindegewebswucherung gegeben. —

Wenden wir uns jetzt unseren Untersuchungen zu, und verfolgen wir systematisch die Veränderungen der Arterien an einzelnen Tagen nach dem Wurf. Wir können dies ohne weiters an unserem Material ausführen, das Uteri vom ersten Tage nach dem Wurf bis zum 20. Tage, an dem die Involution beendet ist, umfasst. Ausserdem haben wir gravide Uteri aus der 3., 5. und 9. Woche, dem Ende der Gravidität, untersucht.

Alle Objekte wurden lebensfrisch dem Tier entnommen, in Müller-Formol fixiert, in steigendem Alkohol gehärtet, in Paraffin eingebettet und in Serienschnitte von 5—7 μ zerlegt. Die meisten Schnitte wurden in Hämalaun-Eosin gefärbt, einzelne nach v. Gieson oder nach sonstigen, spezifischen Methoden, die im weiteren Verlaufe Erwähnung finden werden.

Wir wollen, um Wiederholungen möglichst zu vermeiden, die Veränderungen der Gefässe in solchen Zeitabständen beschreiben, in denen bemerkenswerte Unterschiede zu konstatieren sind. Dabei ist jedoch zu bemerken, dass die Vorgänge sich zeitlich keineswegs so typisch abspielen, dass einem bestimmten Tage immer dieselben Veränderungen entsprechen. Es können vielmehr am 13. Tage z. B. sehr wohl noch Gefässe vorkommen, wie wir sie am 9. oder 7. oder an noch früheren Tagen sehen. Im allgemeinen aber lässt sich ein zusammenhängender, typischer Modus feststellen.

Ferner muss von vornherein bemerkt werden, dass die zu beschreibenden Gefässveränderungen sich immer nur im Bereiche der früheren Placentaransatzstelle vorfinden, daher immer meso-

metral zu suchen sind. In einiger Entfernung davon zeigen die Gefässe keine oder nur unwesentliche Veränderungen. Wir können daher, wenn wir eine Serie durchmustern, entsprechend der Anzahl der Früchte in einem Uterushorn durchschnittlich zwei oder drei Abschnitte finden, in denen die in Rede stehenden Rückbildungsprozesse vorhanden sind.

Der mesometrale Anteil des Uterus ist auch um vieles breiter als der antimesometrale, weil die erweiterten Gefässe einen wesentlich grösseren Raum einnehmen, sodass das Uteruslumen antimesometral verlagert erscheint.

Bezüglich des makroskopischen Aussehens des puerperalen Meerschweinchenuterus wäre zu erwähnen, dass derselbe bis in die zweite Woche nach dem Wurf stark vergrössert ist und noch ganz deutlich abgrenzbare, kugelige oder ovale Anschwellungen im Verlaufe beider Hörner zeigt, die dem früheren Sitz eines Eies entsprechen, sodass es meist noch am 13. Tage möglich ist, am puerperalen Uterus die Anzahl der geworfenen Jungen anzugeben. Diese Anschwellungen nehmen allmählig an Grösse ab und sind bis zum 20. Tage völlig geschwunden. Die Oberfläche des Uteruser scheint in situ der Längsachse nach leicht kaneliert. Nach der Entfernung aus dem Tierkörper ziehen sich die Hörner recht beträchtlich zusammen, sodass die Furchung an der Oberfläche nun viel ausgesprochener ist.

Am Durchschnitt kann man grob schematisch folgende Schichten unterscheiden: Um das meist längsovale, seltener rundliche Lumen liegt eine ziemlich breite Schleimhaut mit zylindrischem oder kubischem Epithel und vorwiegend radiär verlaufenden Drüsenschläuchen. Daran grenzt eine zirkuläre Schicht glatter Muskelfasern. Dann folgt eine, wie erwähnt, besonders mesometral stark entwickelte Gefässschicht — die intermediäre Schicht — und endlich eine Längsmuskelschicht, die den peritonealen Überzug trägt. Dieser enthält namentlich an seinem Ansatz am Uterus grosse Gefässe.

Nach diesen allgemeinen, orientierenden Bemerkungen gehen wir an die Beschreibung der Gefässveränderungen und beginnen mit dem ersten Tage nach dem Wurf.

Die Gefässe stehen nur mit einem Teil ihrer Peripherie mit dem Gewebe in Zusammenhang, der andere Teil liegt frei in einem Hohlraum, gleichsam als hätte sich das Gefäss zusammen-

gezogen, in seinem Umfang verkleinert, ohne dass das Nachbargewebe der Retraktion gefolgt wäre.

Das Lumen dieser dickwandigen, grossen Gefässe ist im allgemeinen rund, jedoch etwas unregelmässig infolge vieler oft tief in die Intima reichender Buchten oder zackenförmiger Vorsprünge. Es erscheint in einigen Gefässen leer, in anderen ist es von roten Blutkörperchen und Zelldetritus erfüllt.

Das Endothel fehlt vielfach ganz, oder wir finden es von der Unterlage losgelöst, einzeln oder in längerer Reihe zusammenhängend im Lumen, bald unverändert, bald mehr weniger degeneriert. Ueber die Art der Degeneration wollen wir später sprechen.

Die an das Endothel grenzende zu innerst gelegene Schicht ist unverhältnismässig breit und zeigt im allgemeinen einen radiären Aufbau. Während sie gegen die Media einen ziemlich scharfen, gleichmässigen Kontur hat, ist sie gegen das Lumen hin stark zerklüftet, und gibt dadurch, wie erwähnt, dem Lumen ein unregelmässiges Aussehen. Die Zusammensetzung der Schicht ist sehr merkwürdig. Gleichsam die Grundlage bilden grosse vorwiegend ovale oder längliche Zellen mit blassem Protoplasma und mehr weniger stark tingiertem längsovalen Kern. In manchen Zellen sind mehrere meist intensiv gefärbte eng aneinandergelagerte Kerne zu sehen. Nicht selten ist der Kern vollständig geschwunden und es sind vollkommen kernlose, meist grössere trübe, kernige oder streifige Protoplasmaklumpen zu sehen. Bis zum vollständigen Kernschwund sind verschiedene Abstufungen der Degeneration sichtbar. Mitunter erscheint die Zelle diffus gefärbt, gleichsam als wäre die Chromatinsubstanz des Kernes in den Zellleib diffundiert. Zwischen all diesen Zellen liegen grössere und kleinere Vakuolen, die entweder leer sind oder eine äusserst feinkernige durch Hämalaun leicht bläulich gefärbte Substanz enthalten. Ebenso sieht man Zellen, in denen das Protoplasma sehr dünn uud leicht bläulich gefärbt erscheint oder ganz geschwunden ist, sodass der Kern in einem Hohlraum zu liegen kommt. Es kann daher kein Zweifel sein, dass die Vakuolen sich an Stelle der untergegangenen Zellen gebildet haben. Man kann es direkt verfolgen, wie die Vakuolen auf Kosten der Zellen sich vergrössern, bis sie vollständig in einer Vakuole aufgehen, indem man im Zusammenhang mit letzterer bald

grössere, bald kleinere Zellreste konstatieren kann. Es handelt sich also hier um einen Auflösungsprozess.

Eine eigentliche Interzellularsubstanz ist an vielen Stellen zwischen den eben beschriebenen Zellen nicht zu sehen, an anderen Stellen bemerkt man aber eine äusserst feinkernige durch Hämalaun bläulich gefärbte Substanz. An der Grenze gegen die Media sind die grossen Zellen nicht zu finden. Man sieht da fast ausschliesslich körnigen Detritus und dazwischen einzelne kleine Rundzellen oder vielmehr Kerne und endlich welligverlaufende kurze Fasern, die sich nach Weigerts Elastinfärbung als elastische Fasern erkennen lassen.

Eine zusammenhängende Elastika besteht nicht. Die elastischen Fasern sind segmentiert und erscheinen oft nur als Klumpen, die ihre Natur eben nur durch die Farbenreaktion verraten.

Nach aussen folgt nun eine schmale, nur aus etwa 3 – 4 Zügen zirkulär verlaufender glatter Muskelfasern bestehende Schicht die stellenweise sich selbst auf 1 oder 2 solcher Züge reduziert. Zwischen den Muskelfasern liegt kerniger Detritus und einige wenige von den in der innersten Schicht beschriebenen grossen degenerierten Zellen. Die äusserste, peripherste Schicht setzt sich aus lockerem Bindegewebe zusammen, in dessen Maschen sich ebenfalls reichliche Zellzerfallsprodukte vorfinden.

Es charakterisieren sich also die Veränderungen der Gefässe am 1. Tage des Puerperiums durch einen mit Vakuolenbildung einhergehenden Zerfall von grossen, mitunter mehrkernigen Zellen, die den Hauptbestandteil der sehr breiten innern Schicht bilden, sich aber auch, wenngleich spärlich, in den äusseren Gefässwandbestandteilen und, wie wir gleich hier bemerken wollen, auch in Uterusmuskulatur nachweisen lassen. Über die Entstehung und Natur dieser Zellen gibt uns dieser Befund keine Aufklärung und wir müssten diesbezüglich auf die Untersuchung des graviden Uterus zurückgehen, doch glauben wir im Interesse der systematischen Darstellung vorerst die weiteren Veränderungen im Puerperium beschreiben zu müssen und wir wollen uns nun die Veränderungen der Gefässe am 3. Tage nach dem Wurf ansehen.

Wir können für den 3. Tag nach dem Wurf keine allgemein giltige Beschreibung der Gefässe geben. Denn während man namentlich im Mesometrium noch Gefässe sieht, die ganz so aussehen wie die am 1. Tage nach dem Wurf, ist in anderen der

Degenerationsprozess weiter fortgeschritten. Es fehlt da das Endothel vollständig, das Lumen ist von kernigem Detritus erfüllt und die innerste Schicht ist schmäler und wird nur aus einer geringen Anzahl der oben beschriebenen degenerierenden Zellen gebildet. Auch zwischen den Fasern der Muskelschicht sieht man mehr Zerfallsprodukte: der Rückbildungsprozess hat also im wesentlichen Fortschritte gemacht.

Ausserdem aber sieht man Gefässe von folgendem Aussehen (s. Fig. 1). Das von Gerinseln und Leukozyten erfüllte Lumen wird von verschieden geformten, länglichen oder eckigen Zellen mit meist rundem oder ovalem Kern begrenzt. Dieselben sind von der Unterlage abgehoben, mit der sie hie und da durch spindelige Fortsätze zusammenhängen, sodass dazwischen Hohlräume entstehen. Die innerste Schicht selbst hat nach innen eine einfache oder doppelte Lage vorwiegend spindeliger junger Bindegewebszellen, an die sich nach aussen hin eine ziemlich breite Schicht anschliesst, die degenerierte Protoplasmamassen, grössere und kleinere Vakuolen und kleine dunkelgefärbte Kerne enthält. Auch hier sind ferner untergehende elastische Fasern sichtbar. Die nach aussen folgende Muskel- und Bindegewebslage ist von ziemlich viel Detritus erfüllt.

Die Gefässveränderungen am 3. Tage nach dem Wurf sind also auch vorwiegend regressiver Natur, nur in einigen wenigen Gefässen treten junge Bindewebszellen auf.

Gehen wir nun gleich zu den Gefässveränderungen am 7. Tag über (Fig. 2).

Es fällt uns da die mächtige Verdickung der Gefässwand auf und zwar vorwiegend auf Kosten der inneren Schicht, die mehr als die Hälfte der Wanddicke einnimmt. Das Lumen ist unregelmässig begrenzt und teilweise erfüllt von zu grunde gegangenen roten Blutkörperchen und sonstigen abgestossenen Zellelementen und hyalin aussehenden Kugeln. Die Endothelien sind in halbkreisförmigen Zacken abgehoben, zum Teil gut erhalten, spindelförmig, stellenweise fehlen sie ganz. Durch die Abhebung der Endothelien entstehen halbkreisförmig begrenzte Hohlräume, die entweder leer oder mit hyalinen Kugeln und zerfallenen Zellen erfüllt sind. Die innere Schicht enthält reichlich kleinere und grössere meist radiär verlaufende Spindelzellen mit einem oder mehreren stark tingierten Kernen. Ferner sieht man kern-

lose stark gefärbte, hyalin aussehende Protoplasmamassen oder solche mit blassen Kernen und endlich mehrkernige, grosse, bald längliche, bald rundliche oder unregelmässig begrenzte Zellen. Oft bemerkt man lange Protoplasmabänder mit regelmässig reihenförmigen aneinander liegenden, runden Kernen oder eng aufeinander gehäufte Kerne, die von einem schmalen Protoplasmasaum umgeben sind. Allenthalben namentlich aber gegen das Lumen hin sind kleinere Rundzellen vorhanden. Im übrigen findet man auch hier Vakuolen und Zelldetritus. Letzterer ist oft in grosser Ausdehnung zwischen den glatten Muskelfasern und dem Bindegewebe des peripheren Anteils der Gefässwand zu sehen. Beide genannten Schichten sind relativ sehr schmal.

Diese eben beschriebenen Veränderungen kann man auch noch am 13. Tage wiederfinden. zum mindesten an einigen Gefässen. Es lässt sich eben für die einzelnen Tage kein feststehender Typus fixieren. weil die Veränderungen an den verschiedenen Gefässen desselben Objektes. ja desselben Schnittes knapp nebeneinander sich verschieden rasch abspielen, sodass man in einem Schnitt mehrere Stadien des Prozesses nebeneinder sehen kann. Es scheint dies von der Grösse des Gefässes einerseits. andererseits auch davon abzuhängen. wie viel Früchte der Uterus beherbergt hat; denn es geht natürlicherweise die Rückbildung des Fruchthalters rascher vor sich, wenn er nur zwei bis drei Föten enthalten, als wenn in demselben sich fünf Föten entwickelt haben. Man kann auch die strikte Beobachtung machen, dass die beiden Hörner desselben Uterus sich bei ungleicher Anzahl von Früchten in verschieden langer Zeit involvieren. Wir finden also am 13. Tage noch eine Anzahl von Gefässen. die gerade so aussahen. wie die am 7. Tage beschriebenen.

Daneben aber sieht man eine ganze Reihe von weiteren Veränderungen. Besonders auffallend sind Gefässe, in denen die Bindegewebsneubildung stark überhand genommen hat (Fig. 3). Das Endothel ist wie am 7. Tage, auch hyaline Kugeln sind vorhanden. Die auch hier sehr breite innere Schicht enthält verschieden geformte meist aber längliche, vielkernige grosse Zellen, die oft zu langen Protoplasmabändern werden. Dieselben verlaufen hier vorwiegend zirkulär und erweisen sich durch Aussehen und Tinktion als jugendliche, frische Bildungen. Auch Kernteilungen und zwar direkte Kernteilungen sind zu beobachten.

Dazwischen liegen noch zahlreiche degenerierende und degenerierte Zellen und Vakuolen und kleine Rundzellen. In der Muskelschicht findet man auch hier Zerfallsprodukte. An anderen Stellen findet man knapp unter dem Endothel degenerierte kernlose Protoplasmamassen, während im übrigen die innere Schicht von einem zarten Bindegewebe gebildet wird, das nur hie und da noch eine vielkernige Zelle enthält. Weiterhin können auch diese Bestandteile geschwunden sein, und wir haben ein Gefäss vor uns, das aus einem normalen Endothel, einer durch zartes, lockeres Bindegewebe gebildeten inneren Schicht und normaler Media und Adventitia besteht. Freilich ist die innere Schicht noch immer unverhältnismässig breit, aber im grossen und ganzen ist das Gefäss wieder hergestellt und funktionsfähig.

Die Bindegewebswucherung der inneren Schicht ist dabei nicht immer eine gleichmässige. Oft beschränkt sie sich nur auf eine oder zwei Stellen, sodass ins Lumen ragende Buckel entstehen, die das Lumen verengern und unregelmässig machen. Ja das Lumen kann vollständig aufgehoben sein, sodass man nur an der Form erkennt, dass hier ursprünglich ein Blutgefäss vorhanden war. In solchen Fällen geht auch gewöhnlich die muskuläre Schicht zu grunde, wie es scheint, unter dem Einflusse der Degeneration, die in den grossen Zellen der Interstitien statt hat.

Wir können die mannigfachen Bilder, die wir an den Gefässen des puerperalen Uterus vom 13. Tage beschrieben haben auch als ebensoviele weitere Stadien betrachten. Die folgenden Tage bringen nichts wesentlich Neues, und wenn wir einen Uterus 20 Tage nach dem Wurf untersuchen, so sind die Degenerationsprodukte allenthalben geschwunden, die Bindegewebsneubildung hat gänzlich aufgehört und wir finden entweder verödete Gefässe oder vollständig restituierte Gefässe, die bis auf eine geringfügige Verdickung besonders auf Kosten der Intima ihr gewöhnliches Aussehen erlangt haben.

Fassen wir also noch einmal die Vorgänge zusammen, die wir vom ersten bis zum 20. Tage des Puerperium an den Gefässen beobachten konnten, so stellt sich der Involutionsprozess folgendermassen dar: Es treten in allen Schichten der Gefässwand, besonders aber in der an das Endothel grenzenden, auffallenden breiten Innenschicht Degenerationsprodukte auf, die

ausser den gewöhnlichen Gefässwandbestandteilen grosse, ein- und mehrkernige Zellen betreffen. In dem Masse als die Degeneration fortschreitet, bildet sich eine lebhafte Bindegewebsneubildung aus, die unter Fortschaffung der Zerfallsprodukte allmählig die Oberhand gewinnt. und einerseits zum Verschluss, andererseits zur Wiederherstellung des Gefässes führt. Wir können successive Zerfall (1. Tag), Fortschreiten des Zerfalls (2.—3. Tag), beginnende Bindegewebsneubildung (3. Tag), fortschreitende (7. Tag), und unter Fortschaffung der Zerfallsprodukte überhandnehmende Bindegewebsneubildung (13. Tag) bis zur vollständigen Involution (20. Tag) verfolgen.

Insofern wäre der ganze Vorgang klar. Fraglich bleibt nur, welche Bedeutung die am ersten Tage in so grosser Zahl vorhandenen immer mehr degenerierenden Zellen haben und woher sie stammen?

Es war kein Zweifel, dass wir dieselben im graviden Uterus wiederfinden mussten und wir erwarteten, dass die Untersuchung gravider Uteri auch über ihre Entstehung und Bedeutung Aufschluss geben würde.

Zu diesem Zwecke verschafften wir uns gravide Uteri aus verschiedenen Stadien der Schwangerschaft. Auch hier wurden die Objekte lebensfrisch in die Fixierungsflüssigkeit gebracht und nach gründlicher Fixierung bei Graviditäten aus späterer Zeit der Fruchthalter vorsichtig an der antimesometralen Seite zur Entfernung der Föten eröffnet. Die Placenta blieb dabei in ungestörtem Zusammenhang mit dem Uterus. Der weitere Vorgang war der gewöhnliche, schon oben geschilderte: Härtung in steigendem Alkohol, Einbettung zum Teil in Paraffin, zum Teil in Celloidin, Zerlegung in Serienschnitte von 5—10 μ.

Unsere diesbezüglichen Untersuchungen ergaben, kurz wiedergegeben, dass weit über die Mitte der Gravidität — bis etwa zur 5.—6. Woche — die Gefässe in der sogenannten Gefässschicht und im Mesometrium ausser einer mässigen Vergrösserung keinerlei Besonderheiten zeigten. Anders ist es mit den Gefässen der Decidua, speziell der Decidua serotina, und der sogenannten Umlagerungszone.

In letzterer findet man schon in der 3. Woche etwa Gefässe oder sagen wir blutführende Räume von bedeutender Weite, die von syncytialen Massen begrenzt sind.

Die Gefässe der Decidua bestehen aus gewucherten Endothelien, die von mehreren Lagen von grossen, den Deciduazellen gleichenden Zellen kreisförmig umgeben sind.

Am Ende der Gravidität ist die Decidua serotina bis auf kleine Reste vollständig geschwunden, und nun sehen wir entsprechend der Placentaransatzstelle ein ganz merkwürdiges Bild, auf das wir etwas näher eingehen müssen, weil die Veränderungen der Gefässe damit in engem Zusammenhang stehen.

Die vorhandene Decidua und die Muskulatur erscheinen stark gedehnt. Die zirkulären Muskelzüge sind durch weite Zwischenräume getrennt und die periphere Längsmuskelschicht ist zu Bündeln vereinigt, die nur durch das stark verbreiterte Mesometrium zusammengehalten werden. Ferner sieht man grosse, dickwandige leere und dünnwandige blutgefüllte Gefässe.

Zwischen den Muskeln liegen zahlreiche Zellen mit tiefdunkeltingierten Kernen (Fig. 4). Es sind dies teils kleine runde oder spindelige Elemente oder grosse kubische epithelial aussehende mitunter rundliche Zellen mit grossem rundem oder länglichem Kern oder mehrkernige Protoplasmamassen. Man hat ganz das Bild einer bösartigen Neubildung, die die Muskulatur mit ihren Zellen durchseucht hat. Die oben erwähnten dickwandigen Gefässe (Fig. 4 u. 5) haben ein bald normales Endothel, bald an Stelle desselben mehrkernige grosse Protoplasmaklumpen von verschiedener Form. Das Endothel sitzt einer mehr oder weniger breiten aus Bindegewebe und glatter Muskulatur bestehenden, zirkulär verlaufenden und nur an wenigen Stellen durchbrochenen Schicht auf. Dann folgt eine breite Schicht vorwiegend radiär verlaufender Zellen. Diese sind teils gross spindelförmig oder oval ein- und mehrkernig, teils sind es längliche wie Synzytien aussehende Bildungen mit rundlichem meist gutgefärbtem Kern. Dazwischen findet man grössere und kleinere dunkle Kernhaufen, ferner einige Muskelfasern und stellenweise Vakuolenbildung und Gewebsdetritus namentlich gegen den zentral gelegenen Bindegewebs-Muskelring. Nach aussen folgen dann spärliche Muskelfasern und Bindegewebe, das bald dichter, bald lockerer gefügt ist und mitunter noch einige von den eben beschriebenen grossen Zellen enthält. An geeigneten Stellen (Fig. 4) sieht man direkt, wie die in den Muskelinterstitien enthaltenen grossen Zellen ohne Grenze in die Gefässwand übergehen und sich hier

bis zur zirkulären an das Lumen grenzenden Schicht fortsetzen. ja dieselben hie und da durchbrechen.

In ähnlicher Weise sind auch die Gefässe an der Ansatzstelle des Mesometrium verändert, nur findet man hier die radiäre Schicht regelmässiger angeordnet und weniger mehrkernige Elemente (Fig. 5).

Wir finden also am Ende der Gravidität, an den Gefässen ein vom Puerperium ziemlich abweichendes Bild, und wir müssen nun suchen, uns den Zusammenhang klar zu machen. Zunächst aber müssen wir die Graviditätveränderungen an sich betrachten und über ihre Natur Aufschluss zu gewinnen suchen.

Fassen wir die Tatsachen zusammen, die sich aus der Untersuchung gravider Uteri ergeben, so können wir konstatieren, dass erst am Ende der Schwangerschaft Veränderungen an den Gefässen der Muskulatur und des Ansatzes des Mesometrium auftreten zu einer Zeit, in welcher die Decidua serotina ganz verdünnt oder vollständig geschwunden ist. Zu gleicher Zeit sahen wir die Uterusmuskulatur auseinandergedrängt und ihre Interstitien erfüllt von grossen ein- und mehrkernigen Zellen.

Dieselben gleichen in ihrem Aussehen den Zellen, die wir in der Gefässwand wiederfinden, ja man kann an geeigneten Stellen direkt den Zusammenhang erkennen, indem die Zellen ohne Unterbrechung von der Umgebung eines Gefässes in die Gefässwand sich verfolgen lassen.

Es entsteht nun die Frage, wie diese Befunde zu deuten sind. Welcher Natur sind diese Zellen und woher stammen sie? Sind es lokal enstandene Elemente oder sind sie eingewandert? Die letztere Frage scheint nach unseren Befunden dahin beantwortet werden zu müssen, dass es sich um eingewanderte Zellen handelt und zwar müssen wir annehmen, dass sie ihren Ursprung in der Placenta haben und von den Abkömmlingen des Trophoblastes herrühren. Dafür spricht die Zeit ihres Auftretens nach Verschwinden der Decidua serotina, die bis zu ihrer Konsumption einen schützenden Wall gebildet hat, dafür spricht ferner ihre Lage, die zeigt, dass die Zellen successive von der Placentarstelle gegen die Pheripherie vorgedrungen sind und von den Muskelinterstitien sich in die Gefässe hinein erstrecken, und endlich die Morphologie der Zellen, die den in der Umlagerungszone vorhandenen, vom Trophoblast herrührenden Bildungen gleichen

Wie Bonnet (9) in seiner letzten Arbeit wieder behauptet und wohl allgemein heute angenommen wird, wird unter dem Einfluss der vom Ektoderm hergeleiteten Grund- und Deckschicht des Chorion das mütterliche Gewebe aufgezehrt. Wir sehen diesen Vorgang in der Umlagerungszone und als Ausdruck desselben die Veränderung der Decidua serotina bis zu ihrem völligen Schwund. In diesem Moment macht der Zerstörungsprozess seitens der Trophoblastelemente keineswegs Halt. Im Gegenteil, wir sehen jetzt eine allgemeine Dissemination dieser Elemente bis in den mesometralen Überzug. In dieser Auffassung der Zellen liegt auch die Erklärung, warum wir sie erst am Ende der Gravidität in Gefässen und Muskeln zu sehen bekommen. Ihre Eigenschaft, das mütterliche Gewebe zu zerstören, behalten sie aber vorläufig noch bei, sodass sie nicht einfach die Gewebe verdrängen, sondern auch wie maligne Neoplasmazellen vernichten. Es ist kein Zweifel, dass diese Zellen schon vielfach beobachtet worden sind. und Jung und Kroemer haben anlässlich unseres Vortrages beim Würzburger Kongress ihr Vorkommen in den Gefässen gravider menschlicher Uteri und Tuben bestätigt.

Nur stellten sie sich unserer Auffassung entgegen, dass es sich um eingewanderte Zellen handle. Ein solcher Widerspruch kann nur solange Geltung haben, als man die puerperalen Veränderungen allein ohne Rücksicht auf die Gravidität beurteilt. Wenn Jung diese Zellen in den Gefässen des puerperalen Uterus auf Grund der Färbung nach v. Gieson von Muskelelementen herleitet, die unter dem Einflusse der Gravidität wie auch alle möglichen sonstigen Zellen syncytial reagieren können, so basiert sein Urteil auf Einzelbeobachtungen und nicht auf systematischen Untersuchungen, die allein hier Klarheit schaffen können. Auch d'Erchia nimmt an, dass es sich um lokale Zellwucherungen des Bindegewebes handelt. Nur stimmen seine Beschreibungen mit dem, was wir gesehen haben, nicht überein. Wir haben uns vergebens bemüht, an dem reichlichen Material, über das wir verfügen, seine Beobachtungen zu bestätigen und bedauern, auch aus seinen allerdings nicht musterhaften Abbildungen irgendwelche Schlüsse ziehen zu können. D'Erchia mag viele Meerschweinchenuteri gesehen und untersucht haben, doch nicht in der nötigen zeitlichen Folge, die allein ein Urteil gestattet. Aus einem histologischen Bild lässt sich eben kein Schluss ziehen

weder in Bezug auf ein vorausgehendes noch auf ein folgendes Stadium. So hat d'Erchia von den obenbeschriebenen Degenerationsprozessen in der Gefässwand in den ersten Tagen des Puerperium nichts gesehen, sondern spricht nur von einer Wucherung der Intima, deren Antecedentien er nicht kennt. Die Annahme der Entstehung der grossen Zellen aus dem Bindegewebe fällt in sich selbst zusammen, wenn wir die Gefässe in der Gravidität berücksichtigen. Diese Zellen, die in der Intima eine radiäre Anordnung zeigen, wofür wir bei der Annahme des lokalen bindegewebigen Ursprungs keine Erklärung haben, haben die Media fast verdrängt und finden ihre Fortsetzung durch die Adventitia hindurch im angrenzenden Gewebe. Derartige Bindegewebszüge, die fast wie ein Sector die Gefässwand von aussen nach innen durchsetzen, gibt es nicht. —

Wenn wir die lokale Entstehung im Auge behaltend, einen anderen Mutterboden als das Bindegewebe suchen, so fehlt eigentlich jeder Anhaltspunkt für eine weitere Annahme. Wir wissen wohl, dass die in Rede stehenden Zellen zumindest in der Uteruswand schon mehrfach beobachtet und beschrieben wurden und dass man sie als syncytiale Riesenzellen oder Wanderzellen bezeichnet hat. Leider sind mit diesem Namen aber alle möglichen, äusserlich ähnliche Bildungen belegt worden, und wenn wir diese Bezeichnung beibehalten sollen, so möchten wir darunter ausschliesslich vom Ektoderm herrührende Elemente verstehen mit der Fähigkeit, mütterliches Gewebe zu durchdringen, womit neben ihrer Eigenschaft zu wandern auch die der Histiolyse gemeint ist. Eine Abstammung der Zellen vom Uterusoberflächen- oder Drüsenepithel oder vom Gefässendothel ist auszuschliessen, wenn man auf dem Boden der Graf v. Speeschen Lehre von der Einbettung des Meerschweincheneies steht. Wir brauchen auch nicht auf die Streitfrage einzugehen, ob es sich um Elemente mütterlichen oder fötalen Ursprungs handelt, da es für unseren Gegenstand ganz gleichgiltig bleibt und eigentlich die Frage mit unserer früheren Deduktion sich von selbst erledigt.

Vergleichen wir nun die Befunde an den Gefässen am Ende der Gravidität und am ersten Tage des Puerperium, so müssen wir die von uns beschriebenen degenerierenden Zellen in der inneren Schicht als syncytiale Wanderzellen bezeichnen. Dabei

muss uns aber die in den genannten Zeitpunkten verschiedene Lage auffallen. Während die Zellen am Ende der Tragzeit im Bereiche der Media und Adventitia liegen, vom Endothel durch einen Ring von Bindegewebe und glatten Muskelfasern getrennt, finden wir am ersten Tage nach dem Wurf dieselben Zellen knapp unter dem Endothel, nach aussen von der muskulären Schicht begrenzt, die nur spärliche Überreste der syncytialen Elemente enthält. Die Zellen sind also in diesem Zeitraum noch weiter gegen das Lumen vorgedrungen, ein neuerlicher Beweis für ihre Fähigkeit zu wandern. Indem sie so weitergedrungen sind, haben sich die Muskelfasern, die wir in der Gravidität zwischen den syncytialen Wanderzellen gesehen haben, soweit sie nicht unter ihrem Einfluss zu grunde gegangen sind, nach aussen hin gesammelt und bilden nun die allerdings sehr schmale Media.

Was also im puerperalen Uterus die innerste Schicht der Gefässwand darstellt, entspricht keineswegs der Intima im strengsten Sinne des Wortes allein, sondern umfasst die Intima und einen Teil der Media, deren Muskelelemente vollständig dem Zerfall anheimfallen, während der andere Teil der Media, der nach aussen liegt, wohl noch Spuren der Zellinvasion zeigt, jedoch im grossen und ganzen sich restituiert. Wir konnten also bei der Beschreibung der puerperalen Gefässe, um genau zu sein, nicht von Intima und Media sprechen, weil der Degenerationsprozess die eigentliche Grenze dieser Schichten verwischt.

Mit dem Moment der Geburt oder, wie es scheint, kurze Zeit früher, scheinen die Wanderzellen ihre Aufgabe erfüllt zu haben und fallen der Degeneration anheim. Wir haben diesen Vorgang successive beschrieben und gezeigt, dass die Degeneration der Zellen in der Intima, wie wir jetzt die innerste Schicht nennen dürfen, das Bild bis zum dritten Tage etwa beherrscht. In der Uterusmuskulatur bezw. im intermuskulären Bindegewebe gehen die Wanderzellen viel rascher zu grunde, so dass man schon am ersten Tage des Puerperium nur mehr spärliche Reste derselben oder ihre Zerfallsprodukte sieht. Durch die Fortschaffung der letzteren dürften vielfach die grossen Lücken entstehen, die man in so grosser Zahl im puerperalen Uterus sieht.

Bleiben wir nun noch einen Moment bei den syncytialen Wanderzellen und betrachten wir ihre Aufgabe, so sehen wir,

dass sie während der Tragzeit das mütterliche Gewebe zerstören und vermutlich aus diesem Material der Frucht Nahrung zuführen. Sie scheinen tatsächlich, wie Bonnet (l. c.) sagt, die Vermittler des Stoffwechsels zu sein. Mit dem Ende der Gravidität ist diese Aufgabe erledigt und nun scheint ihnen vermöge ihrer Fähigkeit zu wandern und mütterliches Gewebe anzugreifen, die Rolle zuzufallen, die Involution einzuleiten. Ob nicht durch den Reiz, den die allenthalben eindringenden Zellen auf die Muskulatur ausüben, der Geburtseintritt provoziert wird, wagen wir nicht zu entscheiden. Es ist dies immerhin naheliegend, wenn man bedenkt, in welcher Unmenge sie die Muskulatur durchsetzen. Jedenfalls aber leiten sie die Involution ein, indem sie die hypertrophischen und hyperplastischen Elemente zum Schwund bringen. Damit ist ihre Tätigkeit zu Ende und sie gehen selbst zu grunde, indes auf diesem Boden eine Bindegewebsneubildung sich etabliert.

Bemerkenswert ist hier nur das Aussehen mancher Fibroblasten. Namentlich am 13. Tage (Fig. 13) nach dem Wurf haben sie ganz das Ausehen von Syncytium und wurden auch ursprünglich von uns dafür angesprochen. Erst die systematische Untersuchung der Uteri aus verschiedenen Tagen des Puerperium belehrte uns, dass es sich um junge, während des Puerperium entstandene Zellen handelt und dass es Fibroblasten sind, da inzwischen alle syncytialen Riesenzellen zugrunde gegangen sind.

Damit hätten wir ein abschliessendes Bild über die puerperale Gefässinvolution beim Meerschweinchen gewonnen, und wir können dieselbe in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Die puerperale Rückbildung der Arterien wird durch syncytiale Wanderzellen eingeleitet.
2. Dieselben durchdringen die Gefässwand von aussen gegen das Lumen hin und bringen die Graviditätshypertrophie und -hyperplasie zum Schwund.
3. Schon am ersten Tage des Puerperium fallen sie selbst der Degeneration anheim, die in den späteren Tagen unter Vakuolenbildung fortschreitet.
4. An ihrer Stelle entsteht eine lebhafte Bindegewebswucherung, die die Gefässe vollständig ausfüllt und zur Verödung bringt oder jedenfalls sehr verengt.

Zum Schlusse erfüllen wir eine angenehme Pflicht, Herrn Hofrat Weichselbaum für die Durchsicht unserer Präparate unsern Dank auszusprechen.

Literatur.

1. Friedländer: Archiv für Gyn., Bd. IX.
2. Leopold: Archiv für Gyn., Bd. XI und XII.
3. Patenko: Archiv für Gyn., Bd. XIV.
4. Balin: Archiv für Gyn., Bd. XV.
5. Riess: Zeitschrift für Geb. und Gyn., Bd. XXIV.
6. Broers: Inaug.-Diss., Leyden 1894. Referat: Centralblatt f. Gyn. 1895, 52.
7. D'Erchia: Zeitschrift für Geb. und Gyn., Bd. XL.
8. Silvansky: Inaug.-Diss., Charkow 1897. Ref.: Lubarsch und Ostertag, Bd. V, S. 740.
9. Bonnet: Monatsschrift für Geb. und Gyn., Bd. XVIII.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXVI.

Fig. 1. Gefässwand von einem Uterus-Gefäss, 3 Tage nach dem Wurf.
I = innerste, M = mittlere, muskuläre, A = äussere, bindegewebige Schicht, Sy = syncytiale Wanderzellen, V = Vakuole.

Fig. 2. Gefässwand, 7 Tage nach dem Wurf.
I = innerste Schicht, hy = hyaline Kugeln, Sy = syncytiale Wanderzellen, F = Fibroblasten.

Fig. 3. Gefässwand, 13 Tage nach dem Wurf.
Die langen, vielkernigen Protoplasmabänder, sowie die anderen grossen mehrkernigen Zellen sind Fibroblasten. Bei Sy Reste von syncytialen Wanderzellen.

Fig. 4. Gefäss aus dem Ende der Gravidität.
I = Intima, Sy = syncytiale Wanderzellen, M = Uterusmuskulatur, dazwischen ebenfalls syncytiale Elemente. Rechts sieht man, wie die syncytialen Zellen die Muskulatur bei D durchbrochen haben und in die Gefässwand eingewandert sind.

Fig. 5. Wie Fig. 4. Starke Vergrösserung.
I = Intima, M = Media, A = Adventitia.
Die Media durchsetzt von syncytialen Wanderzellen.

Aus dem Pharmakologischen Institut zu Bonn.

Experimentelle Studie über Regenerationsvorgänge am Knochen und Knorpel.

Von

Prof. Dr. **Wendelstadt.**

Assistent an dem Pharmakologischen Institut.

Hierzu Tafel XXXVIII—XLIII.

In einer früheren Arbeit[1]) konnte ich nachweisen, dass bei Axolotln eine Regeneration von Ulna und Radius nicht stattfindet, wenn auch bei Entfernung dieser Knorpel die anderen Gewebe der Extremität erhalten bleiben, vorausgesetzt, dass keine Verletzung der zurückbleibenden Skeletteile stattgefunden hat.[2]) Eine Neubildung kann also nur ausgehen vom Knorpel selbst oder vom Perichondrium. Es interessierte mich nun die Frage: „wie findet diese Regeneration statt?", deren Beantwortung eine Ergänzung meiner früheren Publikation bildet. Ich untersuchte bei dieser Gelegenheit auch eine Reihe von Tritonen, bei welchen ich einen Einblick in die Neubildung des Knochengewebes gewinnen konnte. Es gelang mir, einige sehr charakteristische mikroskopische Bilder zu gewinnen, zu deren Veröffentlichung ich mich entschloss, weil sie einen klaren Einblick in den ganzen Vorgang gewähren. Herrn Prof. Nussbaum bin ich zu grossem Danke für seine freundliche Unterstützung bei dieser Arbeit verpflichtet. Es würde über den Rahmen dieser experimentellen Studie hinausgehen, wenn ich auf die grosse Literatur über Knochen- und Knorpelregeneration, die in anatomischen, pathologischen und chirurgischen Werken sich findet, hier eingehen wollte. Ich möchte nur auf eine in letzter Zeit erfogte Veröffentlichung über Callusbildung von V. Cornil und P. Coudray in den Comptes rendues de l'academie des sciences 1903, No. 3, pag. 220 hinweisen, deren Resultate mit den meinigen, was den Ausgangspunkt der Neubildung betrifft, übereinstimmen. Ich glaube, dass bei der Eindeutigkeit meiner Bilder die Frage der Knochen- und Knorpelregeneration histologisch völlig klar gestellt wird.

---

[1]) Dies. Arch. Bd. 57, S. 799.

[2]) Die von mir damals gefundene Tatsache wurde im Prinzip von Margaret A. Reed (Arch. für Entwicklungsmechanik d. Organismen B. 17, S. 150) bestätigt.

Wie es a priori anzunehmen war, besteht ein Unterschied zwischen der Art der Neubildung bei den Knochen der Tritonen und dem Knorpel der Axolotl. Auf die erstere will ich zuerst eingehen. Besonderes Gewicht lege ich auf die Zeichnungen, welche dieser Studie beigegeben sind. Der Zeichner, Herr Rose, hat mir dieselben angefertigt, indem er mit peinlicher Sorgfalt sich an das Original gehalten hat, ohne irgendwie zu schematisieren. Da ich ihn nicht über die Bedeutung der einzelnen Bilder aufklärte, so ist seine Wiedergabe eine ganz unbeeinflusste und bei seiner vollendeten Technik eine fast absolut genaue.

Ich habe zwei Versuchsserien von Tritonen angelegt, die es gestatteten, in bestimmten Zeitintervallen die Neubildungen an mikroskopischen Schnitten festzustellen. Im Sommer 1899 amputierte ich durch einen einfachen Scheerenschnitt einer grösseren Menge von Tritonen an einem Tage den rechten Vorderarm und schnitt dem ersten Exemplar am fünften Tage nach der Operation am Schultergelenk den Arm ab, dem zweiten am achten Tage und von da an je einem weiteren bis zum einunddreissigsten Tage in Zwischenräumen von je 24 Stunden. Zur Ergänzung der so angelegten Reihe machte ich im Sommer 1900 eine weitere zweite Serie mit einer derartigen Folge von Operation und Gewinnung des Präparates, dass ich für die Zeit der ersten elf Tage Schnittserien gewann, die jede je acht Stunden älter waren als die vorhergehenden. Von den 264 Stunden erhielt ich also 31 Präparate von denen das erste 16 Stunden nach der Operation, das zweite 24 und so fort mit acht Stunden Differenz gewonnen waren. Nach 264 Stunden wurden die Präparate dann in grösseren Zwischenräumen entnommen. Ich musste auf diese Weise einen zusammenhängenden Überblick gewinnen und abgesehen von den individuellen Verschiedenheiten der Tiere und der Einwirkung von Temperatur usw. ein fortlaufendes Bild bekommen.

Die einzelnen Extremitäten, die ich auf die oben erwähnte Weise behandelt hatte, wurden sofort nach Abtrennung in Flemming'sche Lösung gebracht und dann gewässert, entkalkt und bis zur Zerlegung in mikroskopische Schnitte in Alkohol aufbewahrt. Zur Anfertigung von Serienschnitten, in welche jedes Präparat vollständig zerlegt wurde, bettete ich dieselben in Paraffin ein. Gefärbt wurde auf dem Objektträger mit Hämalaun.

Bei Anfertigung der grossen Menge von Serienschnitten unterstützte mich in dankenswerter Weise Fräulein T. Fellmer.

Ich werde zuerst im Zusammenhange die gemachten Beobachtungen angeben und erst später die Beschreibung der einzelnen Serien und der dazugehörigen Zeichnungen folgen lassen. Es ist nicht zu vermeiden, dass dadurch Wiederholungen eintreten: ich glaubte aber trotz derselben so vorgehen zu müssen.

Nach der Amputation ergänzt sich zuerst die Epitheldecke und schliesst die Wunde nach aussen hin ab. Schon nach 16 Stunden ist eine mehrfache Lage von Epithel über der Wunde zu erkennen. Dass sich diese Epithelschicht durch ein Verschieben von Zellen aus der alten Haut bildet, kann ich bestätigen. Kernteilungsfiguren finden sich in der alten Haut, in der neugebildeten aber habe ich in den ersten Stadien keine sehen können. Dieser vollständige Verschluss der Wunde mit einer Epitheldecke tritt nicht immer in den ersten Tagen ein. In der einen Serie von Präparaten zeigt ihn jedes Präparat, in der anderen, und zwar in derjenigen, die ich zu der Herstellung der Übersichtsbilder Fig. 1—19 für geeigneter hielt, zieht die Epitheldecke in der ersten Zeit nicht über das periphere Knochenende, sondern dieses ragt unbedeckt hervor. Die Neubildung in den Epithelzellen ist auch hier mit aller Energie im Gange, aber die vielleicht durch den Scheerenschnitt bei der Amputation herbeigeführten Verhältnisse sind etwas andere bei beiden Serien. Deshalb führt bei der einen das Vordrängen der Epithelzellen gleich zu einem Verschluss der Wunde, bei der anderen können die Zellen nicht so schnell bis zum Ende des Knochens vorgeschoben werden, weil sie von ihm auf und zurückgehalten werden und so an ihm Wülste bilden.

Augenfällige Veränderungen in den übrigen Geweben treten um diese Zeit nicht auf. In den nächsten Tagen beginnt nur eine kleinzellige Infiltration in den der Wunde benachbarten Gewebspartien. Zunächst sind dies ausgewanderte Zellen. Es findet aber eine Vermehrung derselben an Ort und Stelle statt. Das dichte Zusammenliegen von kleinen Kernen, die den Eindruck machen, dass sie aus einer Teilung eines grösseren Kernes entstanden sind, sprechen dafür und nach kurzer Zeit bestätigen Mitosen in den Kernen die Annahme einer Vermehrung an Ort und Stelle. Aus welcher Gewebsart diese Zellen stammen, konnte

ich nicht feststellen. Diese Zellen, die ich, wie gesagt, keiner Gewebsart mit Sicherheit zurechnen kann, und die auch untereinander nicht homogen zu sein scheinen, spielen anscheinend bei der Regeneration und namentlich bei der vorausgehenden Resorption eine grosse Rolle. Der Aufbau des Bindegewebes in den neuen Partien fällt ihnen wohl zu. Namentlich sind sie aber bei der Resorption des Knochens beteiligt. Ehe nach einer Verletzung des Knochens eine Neubildung stattfindet, wird stets ein Teil der Knochensubstanz vernichtet, und zwar die periphere Partie, die nahe dem Amputationsschnitt liegt und durch das erlittene Trauma offenbar so sehr beschädigt ist, dass sie nicht erhalten und zum Aufbau der neuen Teile benützt werden kann. Ein solches Stück Knochen, das dem sicheren Untergange verfallen ist, würde ein sehr merkbares Hindernis bilden für die Regeneration der neuen Teile und muss fortgeschafft werden, ehe die eigentliche Neubildung des Knochens beginnt; es ist für den Organismus ein Fremdkörper geworden und wird resorbiert. Da die Epitheldecke sich schon in den ersten Stunden geschlossen hat, muss die Knochenpartie an Ort und Stelle resorbiert werden, weil ein Ausstossen nach aussen ohne Verletzung der Schutzdecke nicht möglich ist. Diese Resorption besorgen, so weit ich es nach meinen Präparaten erkennen kann, Zellen aus dem genannten undifferenzierten Gewebe. Wenn der Zeitpunkt zum Abbau der betreffenden Knochenpartie gekommen ist, so legen sich diese Zellen dicht an den Knochen an, und nagen ihn einzeln oder zu mehreren vereint an. Wenn sich mehrere Zellen vereinigen, so fliesst ihr Protoplasma zusammen, und in einer grossen Zelle — Riesenzelle — liegen viele Kerne vereint. An den Stellen, an welchen ein solches Zusammentreten von Zellen stattgefunden hat, erscheint das umliegende Gewebe kernärmer als vorher. Hieraus erhielt ich den Eindruck, dass ein Zusammentreten von Zellen aus dem undifferenzierten Gewebe an einem Punkte zum Angriffe auf die Knochensubstanz stattfände. Jedenfalls habe ich keine andere Art der Entstehung dieser nagenden Zellen in meinen Präparaten erkennen können. Wenn sich mehrere Zellen vereinigt haben, so lagern sich in sehr vielen Fällen die Kerne an der dem Knochen abgewandten Seite der Peripherie der Riesenzelle an. Das Protoplasma liegt dem Knochen dicht an und nagt tiefe Lakunen in ihn hinein, so dass die Zelle bald

wie in einem Neste eingebettet liegt. Häufig finden sich in dem Protoplasma zahlreiche kleine Körnchen, wahrscheinlich von dem aufgezehrten Knochen stammende Detritusmassen (Fig. 24). Diese Körnchen können auch von anderer Seite herstammen z. B. von Blutungen. Eine sichere Entscheidung über ihren Ursprung kann ich nicht geben. Wie ich schon sagte, fressen auch einkernige Zellen den Knochen an Es brauchen also nicht immer an allen Stellen Riesenzellen zu liegen. Das erste Auftreten von Riesenzellen konnte ich nach 160 Stunden beobachten Sie treten keineswegs zuerst an dem Knochenende auf, sondern sie greifen die ganze Partie, die beseitigt werden soll, gleichzeitig von allen Seiten an, so dass sie oft gleich im Anfange weit von dem distalen Knochenende entfernt auftreten. Wenn sie einen Zugang finden, so dringen sie auch in das Innere des Knochens ein, um sich dort in einer Markhöhle festzusetzen (Fig. 31).

Dieser Abbau des Knochens dauerte bis ungefähr 260 Stunden in einer meiner Serien, in einer anderen länger. Jedenfalls ist dies, wie auch die Regenerationsvorgänge von äusseren Einflüssen, Nahrung, Temperatur usw. abhängig. Die Zellhaufen verschwinden, indem sie sich in einzelne Zellen auflösen, wenigstens habe ich diesen Eindruck gewonnen. Wenn sie ihre Arbeit getan und das dem Verfalle bestimmte Gewebe beseitigt haben, verschwinden sie, um der Neubildung Platz zu machen. Es trifft dieses Verschwinden und die Neubildung nicht immer zeitlich an allen Stellen eines Präparates zusammen. So sehe ich in einigen Präparaten an einem Sequester noch Zellhaufen in resorbierender Tätigkeit, während am Knochen, der in der Kontinuität geblieben ist, schon neue Knorpelzellen hervorsprossen.

Die Tätigkeit der aufzehrenden und zerstörenden Zellen scheint eine so energische, dass sie Stücke des Knochens absprengen können. In einer Reihe von Präparaten habe ich Sequester gefunden, deren Entstehung ich mir so erklären könnte. Sie können ja auch von der ersten Amputation her liegen geblieben sein, es scheint mir aber eine nachträgliche Absprengung wahrscheinlicher.

An den angenagten Knochen sieht man häufig Stellen, an welchen die Substanz bis auf eine kleine Brücke aufgezehrt ist. Wird diese Brücke auch noch zerstört, so ist ein Sequester gebildet, der durch fortgesetztes Zwischentreten von Zellen weiter

weg geschoben wird. Solche abgestossene Sequester, mögen sie entstanden sein, wie sie wollen, werden ganz aufgezehrt und bilden niemals den Ausgangspunkt für Neubildungen, wenigstens habe ich niemals an ihnen irgend einen Vorgang bemerkt, der darauf schliessen liesse. Wir finden solche Sequester auch in dem neugebildeten Epithel eingebettet (Fig 8 und 22).

Die Resorptionsvorgänge gehen so lange weiter, bis überall das Knochengewebe, das nicht mehr lebensfähig ist und zu einer Neubildung ungeeignet erscheint, ganz beseitigt wurde. In den einzelnen Fällen sind dies ganz verschieden grosse Mengen. Sobald der Abbau vollendet, und das unbrauchbare beseitigt ist, dann setzt eine energische Tätigkeit des Periostes ein, die wahrscheinlich schon früher begonnen hat, jetzt aber erst deutlich in die Erscheinung tritt. Das periostale Gewebe nimmt an Zellenzahl bedeutend zu und die Dicke der Schicht wächst dadurch sehr merklich.

Deutlich hebt das Periost die Muskelbündel, die vorher an die Seiten des Knochens herantraten, von demselben ab (Fig. 26 u. 27). Weiterhin entstehen in der dem Knochen dicht anliegenden Zellschicht des Periostes Knorpelzellen, in denen sofort eine energische Vermehrung durch Teilung beginnt (Fig. 23, 28 u. 29). Dieser Prozess der Neubildung von Knorpelzellen setzt in beträchtlicher Entfernung von dem Knochenende nach dem Gelenke hin ein. Rasch werden die neuen Zellen nach vorne geschoben, je näher dem Knochenende desto mehr Zelllagen entstehen, sodass eine keulenförmige Anschwellung um die Knochenenden sich bildet (Fig. 13).

Ausser der Regeneration von dem aussen an dem Knochen liegenden Periost gehen auch von der Auskleidung der Markhöhlen Neubildungen aus. Hier liegen auch Zellen, welche sich in energischer Weise an der Knorpelbildung beteiligen. Diese Osteoblasten entfalten eine grosse Tätigkeit. Ihre Beteiligung an der Neubildung zeigen die mikroskopischen Bilder (Fig. 13 u. f.) deutlich. Aus den geöffneten Markhöhlen am Ende des Knochens quellen die Knorpelzellen ebenso hervor wie von dem Periost aus. Durch den Reiz, den die Operation und die nachfolgenden Resorptions- und Regenerationsvorgänge auf alle der Verletzung örtlich naheliegenden Gewebe ausüben, kann auch unter Umständen eine Knochenzelle zu einer Teilung veranlasst werden. Eine solche

wieder aktiv gewordene Zelle trägt in ihrer ganz eingekapselten Höhlung inmitten des festen Knochens zu einer Neubildung am entfernten peripheren Ende nicht bei. Ich habe bei der grossen Zahl meiner Präparate nur in einem Präparate eine einzige Knochenzelle mit Teilungsfigur gefunden. Es ist also jedenfalls kein häufiger Befund, den ich durch eine Zeichnung (Fig. 25) festgelegt habe Ich glaube kaum, dass mir eine weitere derartige Mitose im Knochen selbst entgangen sein würde, da ich die Serienschnitte alle auf derartige Figuren sehr genau durchmustert habe, weil ich mir über eine eventuelle Mitbeteiligung der Knochenzellen an der Regeneration Gewissheit verschaften wollte.

Hat einmal vom Periost und den Markhöhlen aus ein Vorschieben von Knorpelzellen begonnen, so geht die Neubildung sehr schnell weiter. Die kolbenförmige Anschwellung am Knochenende, die zustande kommt, weil dort die Zellen vom Periost und aus den geöffneten Markhöhlen zusammenfliessen, nimmt rasch zu.

Am Ende des Knochenstumpfes bildet sich eine mit Energie nach dem distalen Ende des Amputationsstumpfes drängende Masse von Knorpelzellen. Die zunächst breite keulenförmige Anschwellung schiebt sich nach vorne vor, und sehr plötzlich ohne bemerkbare vorhergehende Anzeichen finden Gruppierungen der Zellen statt, die den späteren Handwurzelknochen entsprechen.

Die Neubildungen gehen nicht so vor sich, dass zunächst Ulna und Radius zu ihrer ganzen Länge auswachsen, und dann erst die Handwurzelknochen angelegt werden, sondern die ganze neue Extremität wird zunächst in kleinen Dimensionen angelegt. Es wächst dann wahrscheinlich jeder Haufen von Knorpelzellen für sich zur normalen Grösse aus. Der Nachschub von Zellen von dem alten Knorpel her hört für die Hand- und Fingerknochen offenbar auf, wenn dieselben in ihrer ersten Anlage vollendet sind und sich abgeschnürt haben. Die Kerne liegen im Anfange dichter gedrängt als später, wenn die einzelnen Knorpelzellen ausgewachsen sind.

Die Muskeln und Nerven regenerieren von den alten Geweben aus. In den neugebildeten zarten Muskelfasern finden sich Kernteilungsfiguren. In den neuen Nervenfasern waren solche nicht nachweisbar. Fig. 33 gibt ein Bild, wie die neuen Nervenfasern sich 18 Tage nach der Operation gebildet haben.

Das Präparat stammt von einem Axolotl und gibt bei den deutlicheren und grösseren Zellen dieser Tiere ein schöneres Bild als wir bei Tritonen gewinnen können. Da die Regeneration bei Axolotln und Tritonen für dieses Gewebe ganz gleich verläuft, so kann ich hier auf diese Figur hinweisen.

Nach dieser kurzen Zusammenstellung der Hauptergebnisse möchte ich mit einigen Worten auf die Versuchsanordnung eingehen, ehe ich die Beschreibung der ersten Serie gebe.

Am 26. Juni 1899 wurde 32 Tritonen der linke Unterarm dicht oberhalb des Handgelenkes durch einen Scheerenschnitt amputiert. Die Tiere wurden in ein grosses Gefäss zusammengesetzt; das Aquarium bot ihnen keine Gelegenheit, aus dem Wasser herauszukriechen, damit die Tiere die ersten zarten Regenerationsgebilde nicht verletzen konnten. Das Wasser wurde durch reichliche Mengen von Fontinalis antipyretica klar gehalten. Die Tiere wurden mit kleinen Regenwürmern und Stückchen Fleisch, die sie von einer Pincette nahmen, gefüttert.

Bei keinem der Tiere trat eine störende Infektion ein, namentlich wuchsen die sonst so unangenehmen fadenförmigen Pilze nicht. Es war die Vorsicht gebraucht worden, das Zimmer, in welchem die Tiere gehalten wurden, vorher sehr sorgfältig zu von Staub reinigen. Der Behälter mit den Tieren wurde zugedeckt gehalten, um das Hineinfallen der Staub teile möglichst zu vermeiden. Das Aquarium war mit reinem Regenwasser gefüllt. Die Tiere überstanden alle die Operation gut, und am 5., am 8. Tage und von da an täglich bis zum 31. Tage nach der Operation wurde bei je einem Tiere der Stumpf oberhalb des Ellenbogengelenkes mit einer Scheere abgeschnitten und wie oben beschrieben behandelt. Im ganzen wurden in der ersten Serie 25 Präparate in dieser Weise untersucht.

Am 25. Juli zeigte sich bei den Tieren schon die erste Anlage der Hand makroskopisch, und der Versuch wurde deshalb hier abgebrochen.

Im folgenden werde ich die Veränderungen, die von Tag zu Tag an den Präparaten sichtbar werden, kurz angeben. Die Bilder der Serie Fig. 1—19 stellen die charakteristischen Etappen der Regenerationsvorgänge dar. Die Präparate sind in der Längsrichtung geschnitten.

Triton 1 (5 Tage nach der Operation). Der im mikroskopischen Schnitt getroffene Unterarmknochen ist nicht von einer Epithelschicht bedeckt und ragt aus den anderen Geweben hervor. Die Haut zeigt schon eine ganz energische Regeneration; rings um den Knochen hat sich ein Wall von zahlreichen Epithelzellen gebildet. Von dem Ende der alten Haut aus, welches deutlich zu erkennen ist, verbreitert sich die Epithelschicht zunächst fast auf das doppelte, um dann, je näher sie dem Knorpel rückt, eine immer grössere Breite anzunehmen. Sie liegt dem Knochen nicht dicht an, berührt ihn fast an der zentral gelegenen Seite der Epithelbildung und steht nach aussen hin weiter von ihm ab. Sie bildet einen dicken Wall um eine kraterförmige Vertiefung, aus deren Mitte der Knochen frei hervorragt. Die neugebildete Haut besteht nur aus Epithelzellen, die nach innen hin etwas dichter gelagert sind als in den äusseren Partien. Drüsen sind in ihr nicht zu erkennen. Unter den Epithelzellen der neugebildeten Haut und um den Knochen liegen Reste der durchschnittenen Muskelfasern und zahlreiche Blutkörperchen. Die weiter zurückliegenden Muskeln sind unverändert und gehen an den Knochen heran (Fig. 1 u. 20).

Triton 2 (8 Tage nach der Operation). Dieses Präparat fällt aus der Reihe heraus. Während bei den folgenden der Knochen noch unbedeckt von Epithel ist, hat sich hier die Schicht über dem Knochen schon geschlossen, wie ich dies bei allen Präparaten der später zu beschreibenden Versuchsreihe gefunden habe. In der bedeckenden Epithelschicht sehen wir auch eine Verdickung der Stelle, die sich über das Ende des Knochens hinwegzieht; diese Verdickung ist aber nicht annähernd so erheblich wie die Wülste, die bei dem ersten Präparate sichtbar waren. Auch hier sehen wir in der neugebildeten Haut noch keine Drüsen. In den Schnitten bietet das Ende des Knochens das Bild einer zweizackigen Gabel, da eine Markhöhle eröffnet ist, deren Wandungen stehen geblieben sind. Zwischen den Zinken liegen Riesenzellen. Die Muskulatur zieht sich bis an das Ende des Knochens heran.

Triton 3 (9 Tage nach der Operation). Beide Unterarmknochen sind an ihren äusseren Enden noch nicht von Epithel bedeckt. Die Haut ist schon dicht bis an das distale Ende heran gelangt, sie überschreitet aber eine durch die beiden Knochenenden

gelegte Ebene nach vorne nicht. Die Epithelzellen sind zwischen den beiden Knochen von der Seite aus eingedrungen und bilden hier eine vielzellige Schicht. Zwischen der neuen Haut und dem Knochen ist noch ein Raum frei; denn die Epithelzellen legen sich weder aussen noch innen an die Knochen an. Wir müssen uns das Bild des amputierten Stumpfes so vorstellen, dass aus einer sonst geschlossenen Hautschicht die beiden Knochen vom Epithel unbedeckt etwas über das Niveau vorragen inmitten eines von Epithelzellen gebildeten kraterförmigen Wulstes. Diese Wulstbildung ist deutlich ausgesprochen in den Hautpartien, welche um beide Knochen liegen, während die Hautpartie zwischen den Knochen flacher ist. Die Enden der Knochen sind wiederum gabelförmig, und der Spalt ist ausgefüllt mit Fettkugeln, Detritusmassen und zahlreichen nicht zu differenzierenden Zellen, deren Kerne nicht stark gefärbt sind. An der Peripherie der Knochen sind zahlreiche Riesenzellen, welche zum Teil schon sichtbare Lakunen in den Knochen eingefressen haben. Diese Riesenzellen gehen hier nach oben herauf an dem Knochen nicht weiter als bis zu einer Ebene, die wir durch das Ende der alten Haut senkrecht zum Knochen gelegt uns denken können. Bis zu dieser Ebene und stellenweise in distaler Richtung über dieselbe hinaus reichen Muskelbündel (Fig. 2).

Triton 4 (10 Tage nach der Operation). Die Knochen ragen noch aus der Epitheldecke hervor; diese ist aber schon weiter vorgerückt als bei den bisherigen Präparaten, und die häufig genannten Wülste, die eine kraterförmige Vertiefung bildeten, sind zum Teil über den Rand des Knochens hervorgewachsen, haben sich hakenförmig gekrümmt und bedecken jetzt einen Teil der Vorderfläche des Knochens. Die Epithelwülste entstehen auf beiden Seiten des Knochens dadurch, dass von den erhaltenen Epithelzellen aus eine grosse Menge von neugebildeten Zellen nach dem äussersten Ende des Amputationsstumpfes vorgeschoben wird Von allen Seiten drängen diese Zellen nach der Spitze hin und würden sich zu einer vielschichtigen Zelldecke vereinigen, wenn nicht die hervorragenden Knochenenden ihnen ein Hindernis in den Weg legten, an welchem sie sich in die Höhe stauen und die Wülste bilden. Warum in den Schnitten diese Wülste nicht überall dem Knochen fest anliegen, sondern zwischen ihnen und der Knochengrenze noch eine Lücke sichtbar ist, kann ich

nicht entscheiden. Dieser Zwischenraum ist möglicherweise ein Kunstprodukt, von der Härtung herrührend, oder es liegt schon in vivo an dieser Stelle eine dünne Schicht, die vielleicht von einem exsudativen Vorgange herrührt. In der alten und neuen Haut finden sich zahlreiche Kernteilungen.

An den Knochen sind zahlreiche Riesenzellen in Tätigkeit. In den von neuer Haut gedeckten Partien zeigen sich viele noch nicht differenzierte Zellen (Fig. 3 und 21).

Triton 5 (11 Tage nach der Operation). Die Haut ist weiter vorgerückt, bedeckt aber noch nicht vollständig die Enden des Knochens. Zahlreiche Riesenzellen benagen den Knochen. Sonst ist der Befund derselbe wie im vorhergehenden Präparat (Fig. 4).

Triton 6 (12 Tage nach der Operation). Die Haut ist weiter vorgerückt, hat aber auch jetzt die Knochenenden noch nicht vollständig bedeckt. In der alten und neuen Haut sind deutlich Kernteilungsfiguren zu sehen. In den Muskeln ist nichts von Mitosen sichtbar. Die Knochen sind von den Riesenzellen schon sehr viel mehr angefressen worden, sie haben ein ganz zerklüftetes Aussehen. Zwischen den Knochen und der neugebildeten Epidermis liegen eine grosse Anzahl Zellen, die sich in reger mitotischer Teilung befinden. Zahlreich sind auch die Mitosen der Zellen der Blutkapillaren. Die interstitiellen Zellen sind auch zwischen den Muskelfasern vermehrt (Fig. 5).

Triton 7 (13 Tage nach der Operation). Die Haut ist über dem distalen Knochenende vollständig geschlossen. In der Haut sehen wir, wie in vorhergehenden Präparaten, Kernteilungsfiguren. Knochen und das übrige Gewebe verhalten sich wie bei No. 6 (Fig. 6).

Triton 8 (14 Tage nach der Operation). Die Haut ist geschlossen. Vor dem Knochenende des Radius finden sich zahlreiche aus den Gefässen ausgetretene Blutkörperchen zwischen der Epitheldecke und den Knochenenden. Vielleicht hat ein Trauma stattgefunden, wodurch diese Blutung hervorgerufen ist. In diesem Stadium sehen wir viele Teilungsfiguren in den Kernen des nicht differenzierten Gewebes. Die Kerne dieses Gewebes sehen seit dem 12. Tage anders aus wie in den vorhergehenden Tagen. Während es vorher meist einzelne isolierte Kerne von ziemlich gleicher Grösse waren, finden wir jetzt an einigen Stellen zahlreiche kleine Kerne, welche zusammen Form und Grösse der früher einzelnen

Kerne haben, offenbar Teilungen. Einzelne Kerne in dem Gewebe sind jetzt grösser als die anderen; in diesen grösseren findet man schön ausgeprägte Kernteilungsfiguren. Es findet also eine Vermehrung der Kerne in diesem Gewebe selbst statt, und nicht alle Zellen werden von den dahinterliegenden differenzierten Gewebe vorgeschoben. Knochenzellen, Muskeln und Nerven zeigen keine Veränderung.

Triton 9 (15 Tage nach der Operation). Die Haut ist von nun an in allen Präparaten geschlossen. Man bemerkt jetzt eine energische Tätigkeit in den Zellen der Gewebe. So finden sich Kernteilungen bei zahlreichen Präparaten in dem noch nicht differenzierten Gewebe zwischen der neuen Epidermis und dem Knochen. In diesem Gewebe liegen jetzt auch neugebildete Blutgefässe. Die Muskeln haben neue Fasern gebildet, und in diesen sind Kerne mit Kernteilungsfiguren. Von den alten Muskelfasern aus gehen die neuen als zarte Stränge nach vorn. Ebenso sieht man deutlich in diesem Präparate, dass Nervenstränge nach vorn gegen die Amputationsnarbe hinziehen. Es ist also um diese Zeit bei Nerven und Muskeln eine Regeneration nachzuweisen. Der Knochen ist weiter zerstört, Riesenzellen liegen demselben an. Ein abgestossenes Knochenstück bildet einen Sequester in dem kleinzelligen Gewebe (Fig. 7).

Triton 10 (16 Tage nach der Operation). Im grossen und ganzen ist dasselbe Bild, wie bei No. 9, erhalten, nur liegt hier ein Sequester in der Epidermis selbst und zwar derartig, dass er von Epithelzellen umschlossen ist.

Triton 11 (17 Tage nach der Operation). Ein deutlicher weiterer Fortschritt der Regenerationsvorgänge an Nerven und Muskeln ist wahrzunehmen. Der Knochen zerfällt an seinem peripheren Ende immer mehr. Die Riesenzellen haben tiefe Löcher in die Knochensubstanz eingegraben und haben Stücke von dem Knochen losgetrennt. Diese liegen als Sequester in dem neugebildeten Gewebe. Man kann besonders schön bei den Schnitten dieses Präparates sehen, wie sich um die abgestossenen Sequester die Zellen nicht differenzierten Gewebes anhäufen und in dichten Scharen den Fremdkörper angreifen, um ihn aufzuzehren (Fig. 10).

Triton 12 (18 Tage nach der Operation). Wir sehen hier eine weitere Zellart in Kernteilung begriffen, nämlich Kerne in

den Drüsen. Dieselben beteiligen sich von nun an auch an den Regenerationsvorgängen. Zahlreiche Kernteilungen finden sich in den neugebildeten Muskelfasern. Der Zerfall der Knochensubstanz ist gerade in diesem Stadium sehr interessant zu beobachten. An einzelnen Stellen des Knochens dringen durch eine Öffnnng eine grosse Zahl von Zellen aus dem neugebildeten undifferenzierten Gewebe ein: diese verbreiten sich in ausgedehnter Weise in dem Inneren des Knochens, und man hat den Eindruck, als ob die Zellen sich dort mit Zerfallsprodukten und Fett im Knochen belüden, wenigstens zeigen sie zahlreiche, sehr kleine schwarze Punkte, die an Fettröpfchen erinnern, welche durch Osmium gefärbt wurden. Man gewinnt hier das Bild, dass die Zerstörung des Knochen nicht bloss durch die Riesenzellen geschieht, sondern dass einzelne Zellen des undifferenzierten Gewebes den Angriff für sich eröffnen und dem Knochen tiefe Defekte beibringen können. In diesem Präparate bilden anscheinend einzelne Zellen kleine Lakunen im Knochen. Dies spricht wohl dafür, dass die Riesenzellen weiter nichts sind als ein Syncytium einer Reihe von Zellen, welche sich zu gemeinsamer Arbeit an einem Platze vereinigt und ihr Protoplasma infolgedessen verschmolzen haben.

Triton 13 (19 Tage nach der Operation). An beiden Knochenenden sowohl an der Ulna wie am Radius finden wir Sequester, welche ziemlich weit von den übrigen Knochen durch neugebildete Zellen abgedrängt worden sind. Um diese Sequester und an den Enden der Knochen zeigen sich die schon beschriebenen Anhäufungen einzelner Zellen, während diese sonst im Präparat sich nirgends wiederfinden. Sie haben zweifellos mit der Resorption des Knochens zu tun (Fig. 9).

Triton 14 (20 Tage nach der Operation). Die Knochenenden sind vollständig zersplittert. Von der Ulna ist bis zum Gelenkknorpel hin fast die ganze Substanz abgesprengt und aufgezehrt. In diesen Präparaten sieht man auch wieder deutlich die aufzehrende Wirkung der einzelnen Zellen aus dem undifferenzierten Gewebe. Riesenzellen sind sehr viel seltener zu sehen als in den vorhergehenden Präparaten. Besonders schön hebt sich die Neubildung der Nerven ab. Von den alten Nerven gehen bis zur Spitze der Neubildung hin zahlreiche Stränge. Kernteilungsfiguren konnte ich in den Nerven nicht nachweisen (Fig. 10 und 23).

Triton 15 und 16 (21 und 22 Tage nach der Operation). Bei beiden bestehen ungefähr die gleichen Befunde wie bei 14. In den Präparaten liegen zahlreiche Knochensequester, und um dieselben dicht gedrängt die mehrfach erwähnten Zellhaufen (Fig. 11).

Triton 16 (23 Tage nach der Operation). Die Neubildung der Knorpelzellen tritt deutlich zutage. Die Knochenzellen selbst zeigen keine Veränderung, wie dies ja auch bei der ganzen Natur dieser Zellen a priori das wahrscheinlichste war. Dagegen zeigt sich eine Neubildung von Knorpelzellen von dem Periost aus. Ziemlich weit entfernt von dem Ende der Knochen treten zwischen Periost und Knochensubstanz Knorpelzellen auf. Die Schicht dieser Knorpelzellen wird nach dem Knochenende hin immer dicker und bildet am Ende selbst eine kolbenförmige Auftreibung. Die Verdickung des Periostes, die auf eine Veränderung in den ihm zugehörigen Zellen hinwies, liess sich in den vorhergehenden Präparaten schon erkennen. Die Neubildung findet zwischen Periost und Knochen statt. Sie geht mit einer erstaunlichen Schnelligkeit vor sich. Mit einem Schlage sind die Knorpelzellen im Bilde. Eine Erklärung für das Bild, das sich uns darbietet, würde die Annahme einer blossen Beteiligung der periostalen Zellen aussen am Knochen nicht geben; denn wir sehen, dass Knorpelzellen auch aus dem Inneren einer geöffneten Markhöhle herausquellen. Hier beteiligen sich auch die an der Wandung haftenden Osteoblasten an dem Prozesse. Von beiden Stellen geht gleichzeitig die Neubildung aus. Da das Periost eine äussere Keimschicht des Knochens ist, so wird die Lagerung der neugebildeten Knorpelzellen zwischen ihm und dem alten Knochen durchaus verständlich. Da weiter der Ort des geringsten Widerstandes peripher am distalen Knochenende liegt, so muss der Nachschub immer neuer Knorpelzellen eine keulenförmige Gestalt erzeugen, deren breite Basis natürlich peripher liegt (Fig. 12).

Bei Triton 17 und 18 (24. und 25. Tag) lassen sich diese Vorgänge noch viel deutlicher verfolgen, und man sieht, dass die Knorpelzellen vorgeschoben werden (Fig. 13).

Bei Triton 19 (26 Tag) sind Kernteilungsfiguren in neugebildeten Knorpelzellen sichtbar, die zwischen Periost und Knochen liegen (cf. Fig. 14).

Bei 20 (27 Tag) hat die Knorpelbildung noch weiter zugenommen. An den Enden des Knochens fängt schon eine

konzentrische Schichtung an: unter welchem Einflusse dieselbe stattgefunden hat, ist nicht zu entscheiden. Offenbar gilt sie der Vorbereitung, welche die Anlage der Handwurzelknochen erfordert. Bei 20 lässt sich deutlich erkennen, dass Haut, Muskeln und Nerven in energischer Regeneration begriffen sind. In diesen Geweben mit Ausnahme der Nerven finden sich Kernteilungen. Die Nervenfasern lassen sich in das neugebildete Gewebe hinein verfolgen.

Triton 21 (28. Tag). Immer weiter ist das Fortschreiten der Knorpelbildung zu verfolgen. Für die Handwurzelknochen haben sich jetzt deutlich konzentrisch geschichtete Knorpelzellhaufen gebildet. Auch schon eine Andeutung der Fingerknorpel ist vorhanden. Die Knorpelzellen, die dicht um das Knochenende gruppiert sind, sind sehr viel grösser als die weiter vorgeschobenen und sie haben zum Teil eine Formation angenommen, wie sie den ausgebildeten Knorpelzellen eigentümlich ist Die Kerne sind zum Teil ganz gleichartig durchgefärbt Hier liegt der älteste Knorpel, und mehr nach vorn hin, wo immer chromatinreichere Kerne liegen, der jüngere. Die Bildung geht mit einer solchen Energie vor sich, dass sie die Haut vor sich her treibt, wenigstens sind sonst die Ausstülpungen der Haut, die den gebildeten Knorpeln entsprechen, nicht erklärlich. Durch dieses Vortreiben der Haut wird die Epitheldecke auseinandergezogen, und an Stelle der früher an der Spitze der Neubildung so vielschichtigen Epithelzellen tritt jetzt eine Bedeckung mit sehr viel weniger Epithelschichten.

Das Material zu der im Laufe der Entwicklung durch die weitere Ausbildung der eingeschlossenen Gewebe der Extremität gedehnten Epidermis ist so frühzeitig an Ort und Stelle geschafft worden, dass es kaum einer weiteren Neubildung von Zellen in ihr bedurfte. Die schon vorhandenen Zellen werden einfach auf die vergrösserte Oberfläche verteilt.

Bei demselben Präparat liegt ein Sequester in der Haut. Von diesem getrennten Stücke geht keine Spur von Neubildung aus (Fig. 15 u. 16).

Triton 22. (29. Tag). Die Haut ist hier ganz spitz vorgetrieben. Die Knorpelbildung nimmt immer mehr zu. Als konzentrisch geschichtete Haufen von Knorpelzellen zeichnen sich die Anlagen der Handwurzelknochen immer deutlicher von der Nachbarschaft ab. An die dem alten Knorpel zunächst liegenden neu-

gebildeten Knorpel ziehen schon neugebildete Muskelfasern heran. und neugebildete Nerven ziehen vorbei (Fig. 17 u. 18).

Triton 23. (30. Tag). Die Knorpelbildung schreitet weiter fort. Hier zeigt sich ein ausserordentlich interessantes Bild. Sequester liegen dicht an der Haut, und an ihnen nagen Riesenzellen. während zugleich die starke Neuentwicklung von Knorpelzellen auftritt. Wir haben also den Prozess des Unterganges von Knochensubstanz und der Neubildung von Knorpel in einem Bilde vor uns.

Die Nervenfaserbündel sind mit zahlreichen Kernen durchsetzt. Offenbar beginnt die Neubildung der kernhaltigen Nervenscheiden. Es ist verständlich, dass diese Erscheinung jetzt erst auftritt. da die eigentliche Regeneration der Nerven nur in einem Auswachsen des durchschnittenen Achsenzylinders besteht. dem späterhin dann seine bindegewebigen Scheiden zugesellt werden.

Triton 24. (31. Tag). In diesem Präparat tritt auffällig hervor. dass Veränderungen in der Knorpelsubstanz der Ulna und des Radius an ihren Gelenkenden stattgefunden haben. Sehr deutlich wird dieser Unterschied. weil wir in einem Gesichtsfelde den unveränderten Knorpel des Oberarmes und die beiden veränderten des Unterarmes vergleichen können. Es haben sich in der Knorpelsubstanz eigenartige Züge gebildet. gleichsam als ob Knorpelzellen weiter gewandert wären und bei ihrer Weiterwanderung diese Spur zurückgelassen hätten. Die Knorpelzellen selbst sind grösser geworden und in manchen liegen dicht gedrängt 3 — 4, selbst mehr Kerne, welche sämtlich feine Körnung zeigen: jedenfalls sind diese Zellen in energischer Kernteilung begriffen. wenn auch Kernteilungsfiguren in diesem Präparate nicht nachzuweisen sind. Diese Knorpelzellen in dem alten Knorpel, denen ich eine direkte Beteiligung an der Neubildung nicht zuschreiben kann, scheinen doch einem Reiz zu unterliegen, der vielleicht auch zu der Regeneration beitragen würde. wenn nicht die um- und vorliegenden Gewebe ein Vorschieben von Knorpel von hieraus hinderten. Die Knorpelzellen der Axolotl. welche an der Regeneration bei diesen Tieren, deren Knorpel noch nicht verknöchert ist. unmittelbar beteiligt sind, zeigen ähnliche Veränderungen beim Eintritt der Neubildung. — Die Nerven werden immer kernreicher; sie senden ganze Züge von Nervenfasern in das neue Gewebe hinein (Fig. 19).

Triton 25 (32. Tag). Die Bildung der Knorpel schreitet immer weiter vor.

Triton 26 (30. Tag). Die Regeneration ist jetzt in vollem Gange, und von einer Fortführung der Reihe konnte ich mir keine weitere Aufklärung für die Zwecke dieser Untersuchung versprechen.

Um diese erste Serie zu ergänzen, legte ich in der anfangs beschriebenen Weise eine zweite an. Sie sollte mir eine Bestätigung der Beobachtungen geben, die ich bei der ersten gemacht hatte und namentlich Bilder mit kürzeren Zwischenräumen von den Veränderungen und Vorgängen der ersten Tage liefern. Die Operationen und die Entnahme des Präparates wurden so vorgenommen, dass ich eine fortlaufende Reihe von 31 Präparaten erhielt, die mit Bezug auf die Regeneration je acht Stunden im Alter verschieden waren. Jedes Präparat wurde in Serienschnitte zerlegt. Ich habe mich bei der Beschreibung der Bilder kurz zu fassen gesucht und mich hauptsächlich auf die Mitteilung der Vorgänge beschränkt, die sich auf den Abbau und Aufbau der Knochensubstanz beziehen. Die kürzeren Zeitintervalle, die ich bei der Anfertigung der Präparate genommen hatte, erlaubten einzelne Vorgänge in ihrem Eintritt und Fortschritte genauer zu beobachten als bei der ersten Serie.

1. 16 Stunden. Die Knochenenden sind mit einer Epithelschicht bedeckt, die aus 1 bis 2 Zellenlagen besteht.

Die Knochenkerne erscheinen bis zum Ende des Knochens hin scharf gezeichnet und gut gefärbt. Die Markhöhlen enthalten Marksubstanz mit zahlreichen dicht gedrängten gut gefärbten Kernen. Das Periost ist unverändert. Nach diesem Präparat ist die Fig. 26 gezeichnet, an welcher man erkennen kann, dass die Muskelfasern dicht an den Knochen herantreten, ein Bild, das sich später bei Wucherung des Periostes ändert.

2. 24 Stunden. Die Epithelschicht, welche sich über die Knochenenden hinzieht, hat an Dicke zugenommen. Kernteilungen sind in der alten Epithelschicht zu erkennen.

Die Knochenkerne und das Periost haben sich nicht verändert.

Die Marksubstanz ist kernreich, sie füllt die Hohlräume nicht vollständig aus. Unterhalb der neugebildeten Epithelschicht, zwischen ihr und dem alten Gewebe treten kleine Zellen auf, die

zum Teil eine grosse Menge kleiner Kerne enthalten und die auch vielfach Kernteilungsfiguren zeigen. Sie stellen jedenfalls die ersten Anfänge des undifferenzierten Gewebes dar, das sich später in grosser Menge entwickelt und hier schon in Vermehrung begriffen ist.

3. 32 Stunden. Derselbe Befund wie nach 24 Stunden. Die Epitheldecke nimmt an Mächtigkeit zu, und zwischen den Muskelfasern in der Nähe der Amputationswunde treten zahlreiche Zellen auf.

4. 40 Stunden. Die Knochenkerne, das Knochenmark und das Periost zeigen keine Veränderungen. Die kleinzellige Infiltration nimmt zu. Von einem Blutgefässe aus scheinen zahlreiche kleine Zellen nach vorn zu ziehen.

5. 48 Stunden und 6. 56 Stunden. Die Epitheldecke ist mehrschichtig. Sie ist bei diesen Objekten nicht so stark entwickelt wie bei den von 40 Stunden. Nur an der Epitheldecke bemerken wir deutlich Regenerationsvorgänge, die anderen Gewebe liegen noch ohne sichtbare Veränderungen da.

7. 64 Stunden. Die Epitheldecke ist noch stärker geworden.

Die grösseren Markräume sind mit einem grossmaschigen kernarmen Gewebe ausgefüllt, nur an einer Stelle liegt noch kernreiches Markgewebe. Die kleinen Hohlräume sind mit kernhaltiger Marksubstanz ausgefüllt.

Das Periost ist normal, ebenso die Knochenkerne.

8. 72 Stunden, 9. 80 Stunden, 10. 88 Stunden. Keine bemerkenswerten Veränderungen sind eingetreten.

11. 96 Stunden und 12. 104 Stunden. Unter der neuen Epitheldecke sind die Zellen in Vermehrung begriffen. Viele Blutgefässe sind dort sichtbar. In diesem und den vorhergehenden Präparaten zeigt es sich deutlich, dass die Epitheldecke von der Grenze der alten Haut nach der Spitze der Narbe hin immer mehr an Dicke zunimmt. Zunächst der alten Haut liegen eine oder zwei Schichten von neuen Epithelzellen; auf der Kuppe des distalen Endes finden sich dagegen dicht gehäuft eine ganze Menge von Schichten. Diese vorsorgliche Anhäufung von Zellen an der Spitze wird schon in den frühsten Stadien der Wundheilung ausgeführt, wahrscheinlich, wie ich oben aussprach, um ein zur Bedeckung genügendes Material an Epithelzellen zur Verfügung zu haben, wenn später das sehr schnelle Wachstum des Knorpels

und der anderen Gewebe die Extremität ausdehnt und eine starke Oberflächenspannung herbeiführt.

13. 112 Stunden. Bei diesem Präparat hat sich vor jedem der beiden Knochenenden (Ulna und Radius) eine Anhäufung von Epithelzellen gebildet, sodass wir hier zwei von Epithelzellen gebildete Kegel an der Amputationswunde haben, eine Beobachtung, die man bei einzelnen Tieren machen kann. Die zwei getrennten Anhäufungen erfüllen den Zweck der Aufspeicherung von Epithelzellen natürlich ebensogut, wie eine einzige in der Mitte der Narbe. Der Grund für eine solche Formation liegt vielleicht in der Form der stehengebliebenen Knochenenden, die im Anfange der Epithelneubildung diese beeinflussen, wie ich es bei den ersten Präparaten der ersten Tritonenserie sehen konnte.

14. 120 Stunden. Am distalen Ende unter der Epitheldecke sind sehr viele Blutgefässe sichtbar.

15. 128 Stunden. Neben einem Knochenende liegt ein abgesprengtes Stück Knochen. Die Epithelschicht erscheint wie vorher. Am Periost ist nichts besonderes zu bemerken.

16. 136 Stunden. Bei dem Triton, von welchem diese Präparate stammen, hat sich die Epithelschicht nicht so mächtig an der Amputationsstelle entwickelt, wie bei den vorher untersuchten. Von einer Anhäufung der Zellen an der Kuppe der Epitheldecke ist hier nichts zu sehen. Eine überall gleichdicke Decke von ein oder zwei Schichten liegt über den Knochenenden.

17. 144 Stunden. Die Epitheldecke ist mehrschichtig, unter ihr zahlreiche Blutgefässe. Die Knochenkerne sind unverändert. Im Knochen liegen einzelne Partien, die sich durch die Färbung als Knorpelzellen erkennen lassen. Diese Stellen sind noch nicht verknöchert. Ein derartiger Befund gehört nicht zu den Seltenheiten bei Tritonen.

18. 152 Stunden. Die Epitheldecke ist nicht so stark entwickelt wie bei den anderen Präparaten. Viele Blutgefässe liegen vor und neben dem Knochenende. Die kleinzellige Infiltration nimmt zu. Am Periost sind keine Veränderungen zu sehen.

19. 160 Stunden. Die kleinzellige Infiltration hat an der Amputationsstelle sehr zugenommen. Das Ende des Knochens ist in geringem Grade angenagt. Einige Anhäufungen von

5 bis 6 Kernen liegen dem Knochen an, jedenfalls die Anfänge von Riesenzellen. Die Kerne kann ich gegenüber den umliegenden des undifferenzierten Gewebes nicht differenzieren. Eine deutliche Abgrenzung des Protoplasmas, wie dies in den späteren Stadien der Riesenzellen leicht ist, kann ich nicht machen.

20. 168 Stunden. Hier sehen wir die Resorption in vollem Gange. Die Oberflächen des Knochens sind angenagt. Die Riesenzellen, welche jetzt deutlich kenntlich sind und schon grössere Dimensionen angenommen haben, liegen dem Knochen nicht nur an dem distalen Ende, sondern auch weiter zurück an. Die Kerne sind hier bei einigen Zellen sichelförmig gruppiert in der Art, dass der offene Teil der Sichel gegen die Knochenwand gerichtet ist. Das Protoplasma dieser Zellen tritt deutlich hervor, da es eine dunklere Farbe angenommen hat als die umliegenden Zellen. Es enthält eine braune feine Körnung, offenbar von den Substanzen herrührend, die es von dem Knochen, mit dessen Resorption es beschäftigt ist, aufgenommen hat. Bis zu dem Beginne der resorbierenden Tätigkeit habe ich keine Zellen mit derartigen Körnern gesehen. Figur 24 zeigt das Aussehen solcher Zellen. Es stammt von einem 200 Stunden alten Amputationsstumpfe. Während die Kerne sich in der oben beschriebenen Weise auf der dem Knochen abgewandten Seite der Protoplasmamasse anordnen, liegt das Protoplasma selbst dem Knochen an und füllt die Lakunen ganz aus, die durch seine nagende Wirkung entstehen. Das Präparat ist besonders lehrreich, weil sich auch Zellen mit nur einem Kerne finden, die dem Knochen anliegen und deren Protoplasma in der Farbe und den in ihm enthaltenen Detritusmassen mit den grossen Zellkonglomeraten vollständig übereinstimmt. Also greift die einkernige Zelle auch den Knochen an. Das Protoplasma nimmt offenbar bei der Aufnahme der zur Resorption bestimmten Partikelchen sehr an Masse zu.

In der Umgebung der Riesenzellen finden Teilungsvorgänge in den undifferenzierten Zellen statt. Die Kerne in den Riesenzellen haben mit einzelnen Kernen in dem undifferenzierten Gewebe ein ganz gleiches Aussehen, und in der nächsten Umgebung der Riesenzellen erscheint das Gewebe ärmer an Kernen. Es ist daher in hohem Grade wahrscheinlich, dass Zellen des undifferenzierten Gewebes, das in den ersten Stunden

nach der Verletzung auftritt, in einem bestimmten Zeitpunkte mit der Resorption der Knochen beginnen, und zwar sowohl einzeln wie in grösseren Mengen auf einem Punkte vereinigt.

21. 176 Stunden. Riesenzellen sind vorhanden und finden sich auch in einer Markhöhle. Die Kerne in ihnen haben sich nicht randständig geordnet; in dem Protoplasma sind keine Detritusmassen sichtbar. Die Riesenzellen erscheinen kleiner als in dem vorhergehenden Präparate. Die Resorptionsvorgänge treten hier nicht so deutlich auf.

22. 184 Stunden. In den letzten Präparaten und besonders in denen des Triton 22 fällt die Menge der Blutgefässe an der Amputationsstelle auf. Eine Markhöhle am Ende des Knochens ist von Blutgefässen dicht durchsetzt.

Riesenzellen sind nur in der ersten Anlage zu erkennen durch das Zusammentreten von Kernen an einzelnen Stellen. Der Abbau des Knochens ist noch nicht merklich in Angriff genommen.

23. 192 Stunden. Am Knochenrande haben sich zahlreiche Anhäufungen von Kernen gebildet, welche die nagende Tätigkeit beginnen. Die Resorption am Knochen ist erst ganz im Anfange. In dem undifferenzierten Gewebe unterhalb der Epitheldecke sind viele Zellen mit mehreren Kernen. Es herrscht bei den Zellen dieses Gewebes eine energische Vermehrungstätigkeit.

24. 200 Stunden. Die Riesenzellen sind hier besonders schön zu beobachten. Sie sind in voller Tätigkeit und liegen dem Knochen an. Die Kerne sind bei einigen randständig geordnet, und zwar an der dem Knochen abgewandten Seite. Das Protoplasma enthält in grosser Menge kleine Partikelchen, die vielleicht aus einer Blutung stammen und von Riesenzellen aufgenommen sind, oder aus Detritusmassen der Knochensubstanz bestehen. Ich kann, wie schon oben gesagt, ihre Herkunft nicht feststellen. Fig. 24 ist diesem Präparat entnommen.

25. 208 Stunden. In diesem Präparate begegnen uns die ersten deutlich sichtbaren Veränderungen am Periost. Es zeigt mehr Schichten wie vorher und hat im ganzen an Dicke zugenommen. Dies tritt nicht an dem Knochenende, sondern an den mehr zentral gelegenen Partien hervor. In einiger Entfernung vom Knochenende fand ich dicht am Knochen gelagert eine Mitose. Die Knochenkerne zeigen keine Veränderung.

Nach 208 Stunden geht also vom Periost aus der Anfang der Knorpelregeneration. Dass sich diese ersten Zeichen eines aktiven Eingreifens der periostalen Zellen in den Regenerationsvorgang auf die Neubildung des Knorpels beziehen, wird durch die späteren Befunde zweifellos.

Die Riesenzellen sind aus dem Bilde verschwunden. Das undifferenzierte Gewebe an der Amputationsstelle hat zugenommen.

Der Triton, von welchem dieses Präparat stammt, fällt aus der Reihe, weil er weiter in der Regeneration vorgeschritten ist als die übrigen. Das nächste Präparat zeigt uns noch ein früheres Stadium. In der Regel scheint der Prozess nach 208 Stunden noch nicht so weit vorgeschritten wie hier. Die Schnelligkeit, mit welcher sich der Abbau und die Neubildung vollzieht, hängt von so vielen verschiedenen Einflüssen ab, dass eine vollständige Übereinstimmung in der Zeit des Eintritts der einzelnen Vorgänge nicht erwartet werden kann.

26. 216 Stunden. Am peripheren Knochenende liegt eine Riesenzelle, eine weitere findet sich an einem abgesprengten kleinen Knochenstück.

Das Periost ist kernreicher, zeigt aber noch nicht die gleichen Veränderungen wie nach 208 Stunden bei Triton 25.

27. 224 Stunden. Das Präparat ist irrtümlicherweise in falscher Richtung geschnitten worden, sodass die Knochen nicht in der Längsrichtung, sondern quer vom Messer getroffen sind. Eine Vergleichung ist daher erschwert. Es scheinen gegenüber No. 26 keine Veränderungen vorzuliegen.

28. 232 Stunden. Ein weiter zurückliegendes Stadium finden wir in diesem Präparate. Die Riesenzellen sind noch in voller Tätigkeit.

29. 240 Stunden. Das Präparat ist sehr intensiv gefärbt und gibt nicht sehr deutliche Bilder. Die Riesenzellen sind aber deutlich zu erkennen. Die Resorption ist noch im Gange.

30. 248 Stunden. Riesenzellen liegen im Bilde und nagen den Knochen und einen kleinen abgesprengten Sequester an. Das Periost erscheint zellreicher als vorher.

31. 256 Stunden. Riesenzellen sind nicht mehr zu sehen. An der Narbe hat sich viel kernreiches undifferenziertes Gewebe angelagert. Das P e r i o s t ist kernreicher geworden und tritt deutlicher hervor.

32. 264 Stunden. Riesenzellen sind nicht mehr im Bilde. Im knorpligen Teile der Unterarmknochen sieht man viele mehrkernige Zellen. Die Kerne liegen noch zum Teil in einer Zelle, zum Teil haben sich die Zellen schon deutlich von einander getrennt. Ähnliche Vorgänge sind im Knorpel auch normalerweise zu beobachten. Der Knorpel des Humerus zeigt sie auch in diesem Präparat. Aber in den Knorpeln des verletzten Knochen sind die beschriebenen Zellbilder doch gehäufter und deutlicher. Das Periost nimmt an Dicke zu. Mehrfache Lagen von periostalen Zellen finden sich. Eine Vermehrung der Kerne und eine Quellung des Protoplasmas glaube ich erkennen zu können.

33. 288 Stunden. Von nun an liegen immer je 24 Stunden zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Präparaten, einmal 16 Stunden.

Das Periost ist in Wucherung begriffen. Fast der ganzen Länge der Unterarmknochen entlang liegen periostale Zellen in mehreren Schichten aufgelagert. Nach dem peripheren Ende des Knochens nehmen diese Auflagerungen an Mächtigkeit zu. Hier, nach 288 Stunden, wird die Beteiligung des Periostes an dem Vorgange ganz deutlich.

34. 312 Stunden. Kein bemerkenswerter Unterschied gegenüber dem Präparat von 288 Stunden.

35. 320 Stunden. Hier finden sich noch Riesenzellen im Präparat. Deutliche Veränderungen am Periost wie bei No. 33 und 34 sind nicht erkennbar.

36. 344 Stunden. Das Periost ist in voller Wucherung. Bis zu den knorpligen Gelenkenden hin liegen viele Schichten von periostalen Zellen übereinander. Auch die Zellen, welche die Wand der Markräume auskleiden, sind in Vermehrung begriffen.

37. 368 Stunden. Starke Wucherung des Periostes ist eingetreten, wenn auch nicht so deutlich wie nach 344 Stunden.

38. 392 Stunden. Das Periost liegt in immer mächtigerer Schicht dem Knochen an. In den letzten Präparaten und besonders hier ist eine Zunahme des undifferenzierten Gewebes vor dem Knochenende zu bemerken.

39. 416 Stunden. Das Periost ist stark verdickt und zellreich. Gegenüber dem Präparate No. 38 ist aber kein grosser Fortschritt zu verzeichnen.

40. 440 Stunden. Die Zunahme des periostalen Gewebes geht immer weiter. Dieses Präparat zeigt sehr schön, wie die Muskelfasern von dem Knochen durch das anschwellende Periost abgedrängt werden. In der ersten Zeit legen sich die Muskelfasern fest an den Knochen an, und die dünne Schicht, welche das Periost bildet, ist kaum merkbar, jetzt nach 440 Stunden liegt zwischen Knochen und den Muskelfasern das Periost als ein breiter Streifen. Fig. 26 u. 27 zeigen den Unterschied der Dicke des Periostes nach 16 und nach 440 Stunden.

An einer Stelle (Objtr. 2 Glas 2 R. 1 Pr. 2) fand ich mitten in der Knochensubstanz eine Knochenzelle mit einer schönen Kernteilungsfigur. Es ist, wie schon oben gesagt, die einzige Knochenzelle mit Mitose, die ich gefunden habe. Eine Bedeutung für den Regenerationsvorgang hat diese Kernteilung nicht, da die Zelle von ihrem Standtpunkte nicht auswandern kann. Fig. 29 zeigt diese Mitose.

41. 456 Stunden. Dies Präparat ist nur 16 Stunden älter, als das vorhergehende. In ihm treten zum ersten Male in der Serie neugebildete Knorpelzellen auf, die sich in grosser Menge vor dem Knochenstumpf gruppieren. Das Bild, welches dieses Präparat bietet, ist ein ausserordentlich lehrreiches für die Erkenntnis der Beteiligung des Periostes an der Neubildung des Knorpels. Wir finden nämlich, dass sich aus der dem Knochen zunächst liegenden Schicht des Periostes eine rosenkranzartig angeordnete Reihe von Knorpelzellen gebildet hat, welche hoch nach dem zentralen Knochenende hinaufreicht. Eine Mitose in einer Knorpelzelle ist deutlich sichtbar (Fig. 28). Das Periost bildet die Knorpelzellen, welche durch immer neuen Nachschub schnell nach vorn geschoben werden und sich vor dem Knochenende ansammeln. Wie ich schon oben sagte, beteiligt sich die Wandbedeckung der Markhöhlen auch an dem Vorgange. Hier wie dort liegen die knorpel- und knochenbildenden Zellen.

42. 480 Stunden. Die Knorpelbildung ist schon weit fortgeschritten. Die Zellen gruppieren sich zu den neu zu bildenden Handwurzelknochen. Zwischen diese Anlage und die Knorpelzellen, die im Zusammenhange mit dem alten Knochen bleiben, um diesen auszubessern, liegen Zellen des undifferenzierten Gewebes, die beide von einander trennen.

43. 504 Stunden. Die Regeneration ist weniger weit vorgeschritten, als in dem letzten Präparat. Junge Knorpelzellen liegen an dem Ende des Knochens. Man kann hier noch deutlich sehen, dass sie vom Periost herstammen.

44. 528 Stunden. Besonders schön ist hier die Bildung des neuen Knorpels in der dem Knochen zunächst liegenden Schicht zu sehen. Gegenüber dem Bilde nach 504 Stunden besteht der Unterschied, dass die neuen Knorpelzellen als solche schärfer charakterisiert erscheinen.

45. 576 Stunden. Der neue Knorpel, der sich stark vermehrt hat und dessen Zellen die Anlage des späteren Knochen in ihrer Anordnung schon zeigen, hat durch sein Vordrängen eine Verlängerung des Beinstumpfes in distaler Richtung herbeigeführt, die schon makroskopisch als zipfelförmiger Ansatz sichtbar sind.

Diese zweite Serie bestätigte mir die Befunde der ersten vollständig. Die erste und zweite Serie zeigen unzweifelhaft, dass der Ausgangspunkt für die Knorpelneubildung bei den amputierten Knochen der Tritonen das Periost und die Zellenlage ist, welche die Markhöhlen auskleidet.

Bei der Regeneration der Extremitäten der Axolotl, deren Skeletteile aus Knorpel bestehen, finden wir ganz andere Bilder. Zur Untersuchung dieser Vorgänge habe ich eine Reihe von Axolotln in gleicher Weise, wie die Tritonen behandelt. Die zeitlichen Zwischenräume zwischen den einzelnen Präparaten sind nur grössere, stets mehrere Tage, da mir kein so reichliches Material zur Verfügung stand. Hier ist keine Beteiligung des Perichondriums nachzuweisen, sondern die Neubildung geht von den Knorpelzellen selbst aus. Die Beseitigung der zur Vernichtung bestimmten Knorpelmassen findet auch hier unter der zehrenden Tätigkeit der Riesenzellen statt.

Die Bilder sind bei den grösseren Verhältnissen besonders schön und klar (Fig. 31). Die Riesenzellen beginnen ihre resorbierende Tätigkeit an verschiedenen Stellen zugleich und dringen durch Lücken, die sie vorfinden, in das Innere des Knorpels ein. Alle einzelnen Stadien sind denen bei den Tritonen ganz gleich bis zu dem Augenblick, wo die Aufräumungsarbeit der zerstörenden Zellen beendet ist. Dann sehen wir in dem Knorpel selbst, der stehen geblieben ist, eine energische Kern-

teilung einsetzen. Die Knorpelzellen vermehren sich und drängen in der Knorpelsubstanz nach vorne zu dem auszubessernden Defekt hin (Fig. 30 und 32). In der Knorpelsubstanz sind die Spuren zu erkennen, die diese wandernden Zellen hinterlassen, der Weg ist erkennbar, den eine Zelle auf der Wanderung nach vorne genommen hat. Ich kann mir wenigstens die der Längsachse des Knorpels parallellaufende Züge in der Knorpelsubstanz nicht anders deuten, namentlich da sich am distalen Ende dieser Spuren meist Knorpelzellen nachweisen lassen. Ähnliche nur nicht so deutliche Bilder bietet im gleichen Stadium der Regeneration der Knorpel an dem Gelenkende des verletzten Knochens bei den Tritonen. Auch hier tritt in geringerem Masse eine Vermehrung und Wanderung der Knorpelzellen ein, die bei dem Triton für die Regeneration selbst allerdings nutzlos bleiben muss. Der weiter zurückliegende Knorpel bleibt unverändert. Grosse Zellen liegen dort, wie wir sie im normalen Knorpel finden. Je näher wir aber zu der Amputationsstelle vorrücken, desto dichter liegen die Zellen und desto kleiner sind sie (Fig. 30). Vielfach liegen zwei Kerne dicht zusammen; man sieht, dass sie sich eben von einander getrennt haben. Kernteilungsfiguren sind zahlreich vorhanden. Kurz, wir haben das Bild einer energischen Neubildung vor uns. Betrachten wir das Ende des Knorpelstumpfes, so bietet sich uns dort ein ganz klares, deutliches Bild, wie aus dem Knorpel selbst die neuen Zellen heraustreten.

Bei dem Axolotl ist die Knorpelsubstanz selbst noch zur Neubildung fähig, eine Fähigkeit, die die Knochensubstanz der Tritonen nicht mehr besitzt. Bei dem Knochen müssen die Osteoblasten im Periost und die Bedeckung der Wandungen der Markhöhlen den Aufbau übernehmen, wenn auch auf den Knorpel dieses Tieres der Reiz, welcher die Neubildung veranlasst, eine sichtbare Wirkung ausübt. Die Bilder der Vorgänge bei den Tritonen und die bei den Axolotln, welche dieser Arbeit beigegeben sind, geben ein deutliches Bild der Verschiedenheit in der Entwicklung bei Regeneration des fertigen Knochengewebes einerseits, wie wir es bei Tritonen vor uns haben, und der Neubildung des embryonalen Knorpels andrerseits, aus welchem das Skelett der Axolotl besteht. Der Knorpel entsteht aus dem Knorpel selbst. Die Zellen haben noch die Fähigkeit behalten, Defekte

durch einfache Vermehrung auszubessern. Handelt es sich dagegen um eine Regeneration von Knochengewebe, so muss auf die ursprünglichste Zellform zurückgegriffen werden. Das Knochengewebe selbst kann weder neue Knochen bilden noch Knorpelgewebe, welches das Vorstadium bildet. Die Zellen müssen also wieder in Tätigkeit treten, welche im embryonalen Leben den Knorpel anlegten. Diese bilden bei der Knochenregeneration zunächst Knorpelzellen und diese verwandeln sich dann in Knochengewebe. Die primitivste Zellform bleibt in dem Periost der fertigen Knochen erhalten. Sie bildet bei der Regeneration das passagere embryonale Knorpelstadium, dem erst sekundär der bleibende Knochen folgt.

Zum Schluss möchte ich darauf hinweisen, dass die vorliegenden Untersuchungen auch für die Muskel- und Nervengewebe aufs Neue den Satz erhärten, dass diese Gewebe nur aus adaequaten Zellen regeneriert werden, und dass die Achsenzylinder der Nervenfasern in den peripheren Nerven ohne Zellvermehrung distal weiterwachsen.

Erklärung der Figuren auf Tafel XXXVIII—XLIII.

Fig. 1—19 geben eine Reihe von Zeichnungen, welche in fortlaufender Reihe die Vorgänge bei der Regeneration von abgeschnittenen Teilen bei Tritonen vorführen sollen. Sie sind alle aufgenommen mit einem Zeiss Apochromat, Obj. 16, Compensat. Ocular 2 und stammen von der im Vorhergehenden an erster Stelle beschriebenen Serie. Wenn auch die einzelnen Bilder klein ausfallen mussten, so glaube ich doch, dass sie genügend gross geblieben sind, um dem Zwecke einer Übersicht zu dienen. Je nachdem wie die Knochen bei der Schnittführung getroffen wurden, sind beide Knochen oder nur einer sichtbar. Häufig sind die Knochen auch nicht in ihrer ganzen Kontinuität auf das Bild gekommen. Es ist aber stets leicht, das Fehlende zur Vervollständigung des Bildes zu ergänzen. Die Bilder sind in keiner Weise schematisiert. Es wurden von mir aus den Serien stets die zur Zeichnung am meisten geeigneten Schnitte ausgesucht. Bei einer Reihe von Zeichnungen habe ich auch das Ende vom Humerus mit einzeichnen lassen; da ich glaubte, dass dadurch eine Orientierung erleichtert sei.

Fig. 1 (5 Tage nach der Operation), Fig. 2 (9 Tage), Fig. 3 (10 Tage), Fig. 4 (11 Tage) und Fig. 5 (12 Tage) sollen die Wulstbildung der Epitheldecke zu beiden Seiten des Knochens zeigen. Das Ende der alten Haut ist durch die Drüsen in derselben deutlich gekennzeichnet. Wo die Drüsen auf-

hören, fängt die neugebildete Epitheldecke an. Trotz der kleinen Verhältnisse sind die einzelnen Gewebe deutlich von einander zu unterscheiden. Die in Fig. 4 und 5 scheinbar von dem Knochen abgetrennten Stücke hängen mit ihm in Wirklichkeit zusammen. Das vorliegende Bild rührt von der Schnittführung her.

In Fig. 6 (13 Tage) ist schon eine beginnende und bei Fig. 7 (15 Tage) eine deutliche kleinzellige Infiltration vorhanden.

Bei Fig. 8 (17 Tage) ist die Epitheldecke geschlossen, in den Epithelschichten liegt ein Sequester. Der gabelförmig auslaufende Knochen zeigt an der Spitze reichliches undifferenziertes Gewebe.

Fig. 9 (19 Tage) gibt ein Bild, das die Absprengung von Knochenteilen durch die von den Seiten andrängenden Zellen verständlich macht. In die Markhöhle ergiesst sich von der Seite ein Strom von kleinen Zellen.

In Fig. 10 (20 Tage) sind zwei Stücke von dem Knochen abgesprengt und durch das undifferenzierte Gewebe abgedrängt.

Bei Fig. 9 und 10 ist eine Anschwellung des Periosts vorhanden, die bei Fig. 11 (21 Tage) ganz deutlich wird. Es machen sich bei Fig. 11 die ersten vordringenden Knorpelzellen bemerkbar, die bei Fig. 12 (23 Tage) schon deutlich sind.

Bei Fig. 11 und Fig. 12 ist die Entfernung zwischen dem distalen Knochenende und der Epithelschicht schon eine bedeutende geworden. Die Knochen sind verkürzt durch die Arbeit der Riesenzellen, und ausserdem hat sich die vorgelagerte Gewebsmasse vergrössert. Die Anschwellung des Periosts ist auf beiden Bildern zu erkennen.

Bei Fig. 13 (24 Tage) und Fig. 14 (26 Tage) zeichnet sich die kolbenförmige Auftreibung am Knochenende deutlich ab. Die Beteiligung des Periostes und der Wandbekleidung der Markhöhlen an diesem Prozesse ist deutlich.

Fig. 15 (28 Tage) und Fig 16 (28 Tage) zeigen ein weiteres Vordringen des Knorpels, der nun schon die charakteristische Färbung annimmt. Es sind zwei verschiedene Stellen desselben Präparates gezeichnet. Die Epitheldecke wird vorgedrängt. Ein gleiches Bild zeigt Fig. 17 (29 Tage) und Fig. 18 (29 Tage).

Bei Fig. 19 (31 Tage) sehen wir schon das Skelett der Finger angedeutet. Das letzte Präparat ist parallel zur Längsachse eines Knochens geschnitten worden in radio-ulnaler Richtung, um die Bildung deutlich sichtbar zu machen.

Fig. 20 (5 Tage nach der Operation) ist eine Vergrösserung des ersten Bildes der Tafel XXXVIII (Zeiss Obj. 8,0 mm Ocul. 8). An den vorragenden Knochen treten von beiden Seiten die Epithelzellen heran, die sich zu einem Wulst auftürmen. In dem nächsten Bilde (21), das eine gleiche Vergrösserung der Fig. 3 (10 Tage) von Tafel XXXVIII darstellt, ist das Weitervorrücken der Epithelwülste deutlich sichtbar. Besonders ist hier charakteristisch der grosse Zellhaufen am Knochenrande, der sich zu einer Riesenzelle entwickeln wird.

Fig. 22 ist eine Vergrösserung der Fig. 8 von Tafel XXXVIII (17 Tage). In der Epithelschicht liegt der Sequester, der schon fast ganz ausgestossen ist. In der Epithelschicht liegen Kernteilungsfiguren. Eine Riesenzelle, deren Kerne sich an einer Wand gruppiert haben, liegt in demselben Gesichtsfeld. In dem nicht differenzierten Gewebe liegt eine deutlich Kernteilungsfigur; es finden sich solche auch dicht am Knochenrande. Die Markhöhle am Ende des Knochens ist eröffnet, und das Ende des Knochens wird aus zwei Zacken gebildet. An der einen Spitze ist noch eine Riesenzelle zu sehen, an der anderen stehen dicht gruppierte Zellen, die aus dem undifferenzierten Gewebe stammen.

Fig. 23 stellt einen Abschnitt aus Fig. 10 Tafel XXXVIII (20 Tage) dar. Vergrösserung mit Zeiss homog. Immersion 3,0 mm Ocul. 8. Es sind dem Knochen dicht anliegende Zellen des Periostes in Teilung begriffen.

Fig. 24 stammt wie alle folgenden aus der im Texte an zweiter Stelle beschriebenen Serie. Vergrösserung wie Fig. 23. Das Bild entspricht einem Präparat, das 200 Stunden nach der Amputation gemacht wurde. Es zeigt die Riesenzellen, deren Protoplasma ganz mit feinkörnigen Detritusmassen durchsetzt ist. Auf dem Bilde ist die Form der Riesenzellen besonders deutlich.

Fig. 25, Vergrösserung wie bei 23. Eine Teilung eines Kernes mitten im Knochen 440 Stunden nach der Operation. Es handelt sich zweifellos um eine schon längst zur Ruhe gekommene Knochenzelle, die durch den Reiz des Trauma in der festen Knochensubstanz wieder zur Vermehrung angeregt worden ist. Es ist dies die einzige Stelle, an welcher ich im Knochen eine Kernteilungsfigur gefunden habe.

Fig. 26 und Fig. 27. Beide mit Zeis Obj. 8 mm und Ocul. 8 gezeichnet, zeigen die Verschiedenheit des Aussehens des Periostes. Fig. 26 16 Stunden und Fig. 27 440 Stunden nach der Operation. Fig. 26 zeigt normale Verhältnisse. Die spindelförmigen Zellen des Periostes liegen in dünner Schicht dem Knochen an, und die Muskelzellen treten dicht und fest an den Knochen. Bei Fig. 27 ist das Periost sehr verdickt. Mehrere Schichten der Spindelzellen liegen übereinander. Die einzelnen Zellen sind aufgequollen, und die Muskelfasern sind von dem Knochen abgedrängt. In beiden Bildern ist die Haut nur in den Umrissen dargestellt.

Fig. 28 (Zeiss Obj. 8,0 mm Ocul. 8) gibt ein Bild der Knorpelbildung 456 Stunden nach der Operation. Dicht am Knochen weit zentral hinauf reichend liegt eine Kette von Knorpelzellen, von denen eine eine Kernteilungsfigur zeigt. Im Zusammenhang mit dieser Schicht von Knorpelzellen steht der neue Knorpel, der sich vor das distale Ende des Knochens vorlagert, jede Lakune dicht ausfüllend. Hier zeigt sich deutlich die Beteiligung des Periostes an der Neubildung. Auf der der beschriebenen Seite von Knorpelzellen gegenüberliegenden Knochenseite zeigt sich noch keine so lebhafte Entwicklung. (In Fig. 26, 27 und 28 ist die Epidermis nur im Kontur und in braunem Ton dargestellt; auch sind die Hautdrüsen nur in Umrissen mit Einzeichnung der Kernkonturen wiedergegeben.)

Fig. 29 (Zeiss homog. Immers. 3,0 mm Ocul. 8) ist ein Teil der Fig. 28, in welchem sich die Kernteilungsfigur im neugebildeten Knorpel zwischen Knochen und Periost findet. Neben dem violett-gefärbten Knochen liegt die grau gefärbte neue Knorpelsubstanz. und daneben die spindelförmigen Zellen des Periostes.

Präparate von Axolotln.

Fig. 30. Vergrösserung Zeiss Obj. 8,0 mm Ocul. 8 21 Tage nach der Operation. Die Zeichnung ist zusammengesetzt aus dem distalen Ende des Knorpels und einem mehr zentral gelegenem Stück. die durch Strichelung mit einander verbunden sind. Die Zellen in dem zentralen Stück sind grösser und zeigen nur einen Kern; diejenigen des distalen Endes sind dicht gedrängt und haben mehrfach zwei Kerne. Das Hervorquellen der neuen Knorpelzellen aus dem alten Knorpel ist deutlich erkennbar. Die Knorpelhaut ist in den zentral gelegenen Partien dicker als in den distalen.

Fig. 31. Vergrösserung (Zeiss Obj. 16,0 mm Ocul. 8) 8 Tage nach der Operation. Die Tätigkeit der Riesenzellen ist deutlich zu erkennen. Eine bricht von aussen in den Knorpel ein, und eine andere liegt noch mehr nach oben hin in der Knorpelsubstanz. Die distalen Partien des Knorpels, die zur Resorption bestimmt sind. färben sich schlechter und zeigen weniger Kerne wie die zentralen.

Fig. 32. Vergrösserung (Zeiss Obj. 8,0 mm Ocul. 8) 21 Tage nach der Operation. Ein Stück aus dem Knorpel zeigt die Zellen in voller Teilung. Unten in der Figur sind drei Quer- und Schrägschnitte von Blutgefässen gelegen.

Fig. 33. Vergrösserung (Zeiss Obj. 8,0 mm Ocul. 8) 18 Tage nach der Operation. Zahlreiche neugebildete Nervenfasern ziehen durch das undifferenzierte Gewebe.




1
2
7
5
4
3
6



Fig. 1.
a
b.
c

Fig. 2.
a
b
c

Fig. 3.
a
a'
b
c

Fig. 4.
a
b
c

Fig. 5.
a
b
c

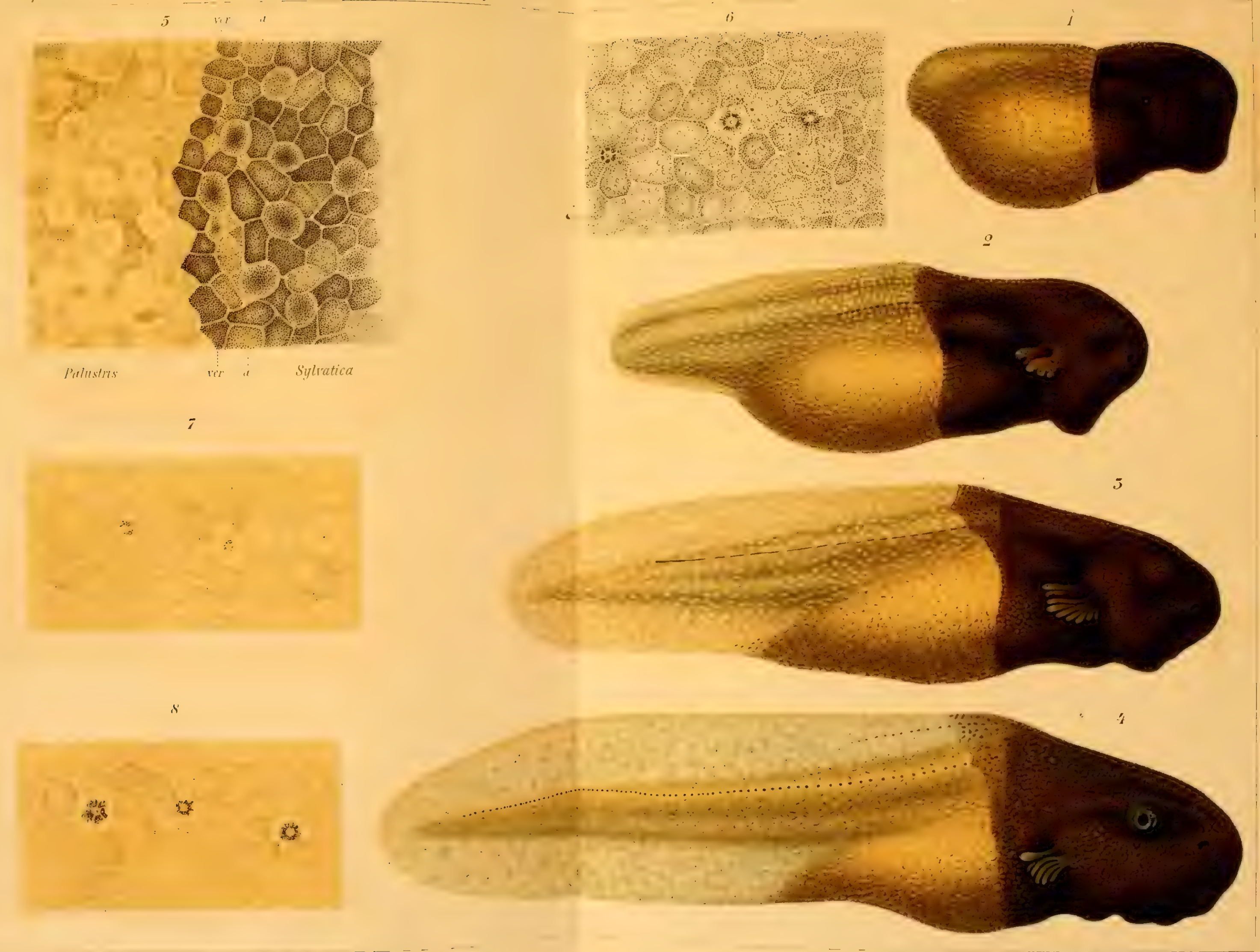
Fig. 6.

Fig. 7.

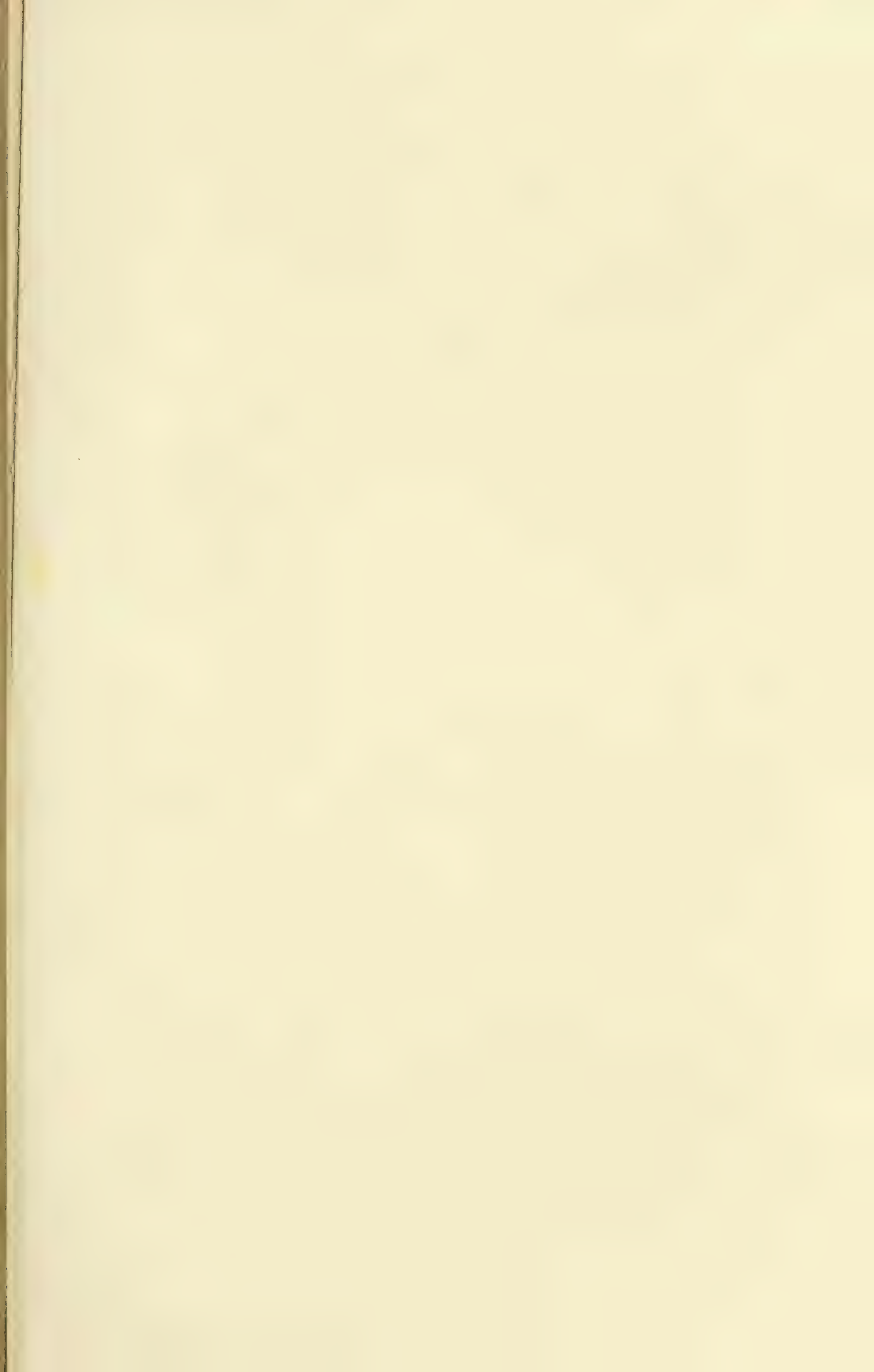






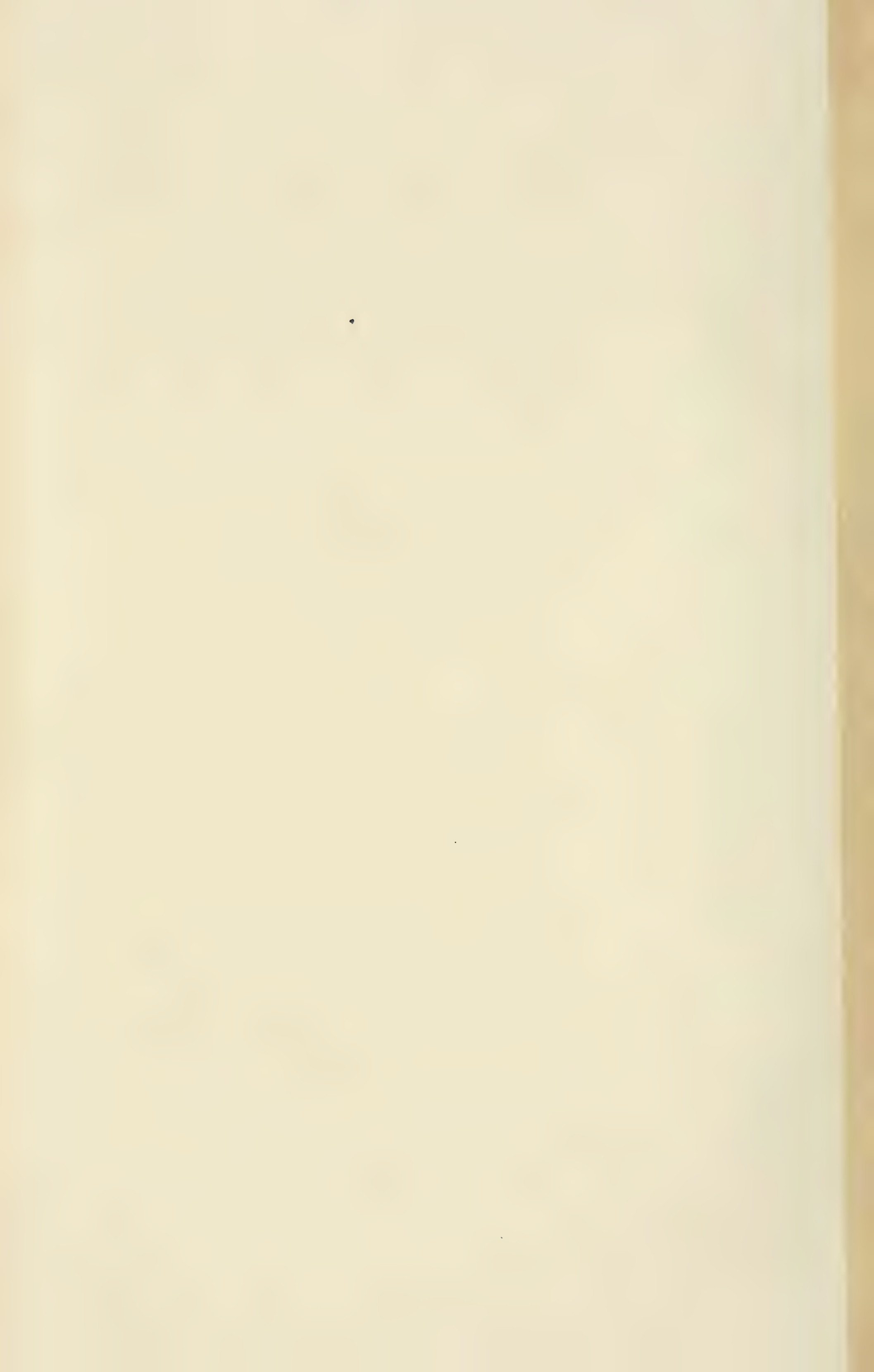

5
ver
a
6
1
2
Palustris
ver
a
Sylvatica
7
3
8
4



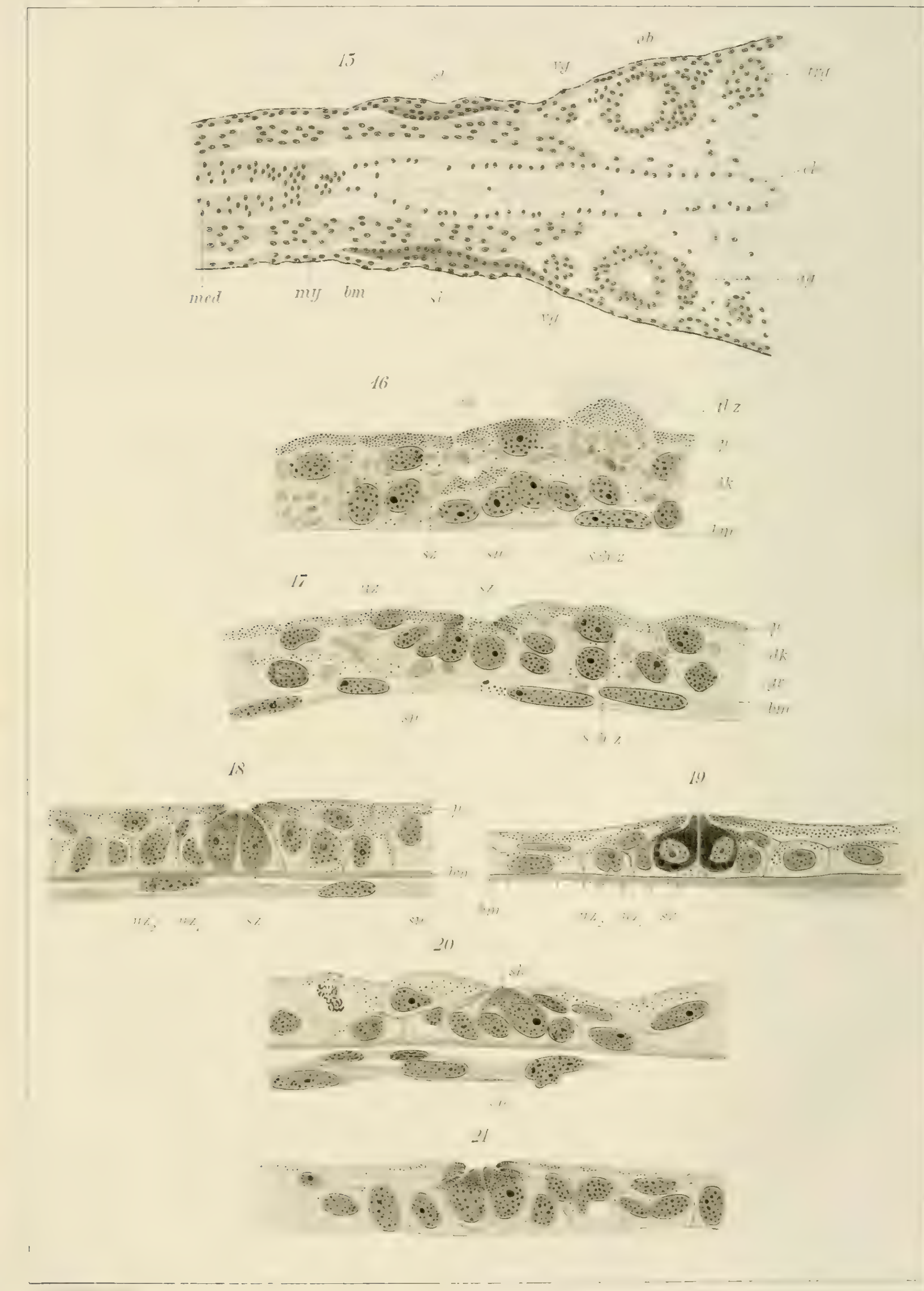


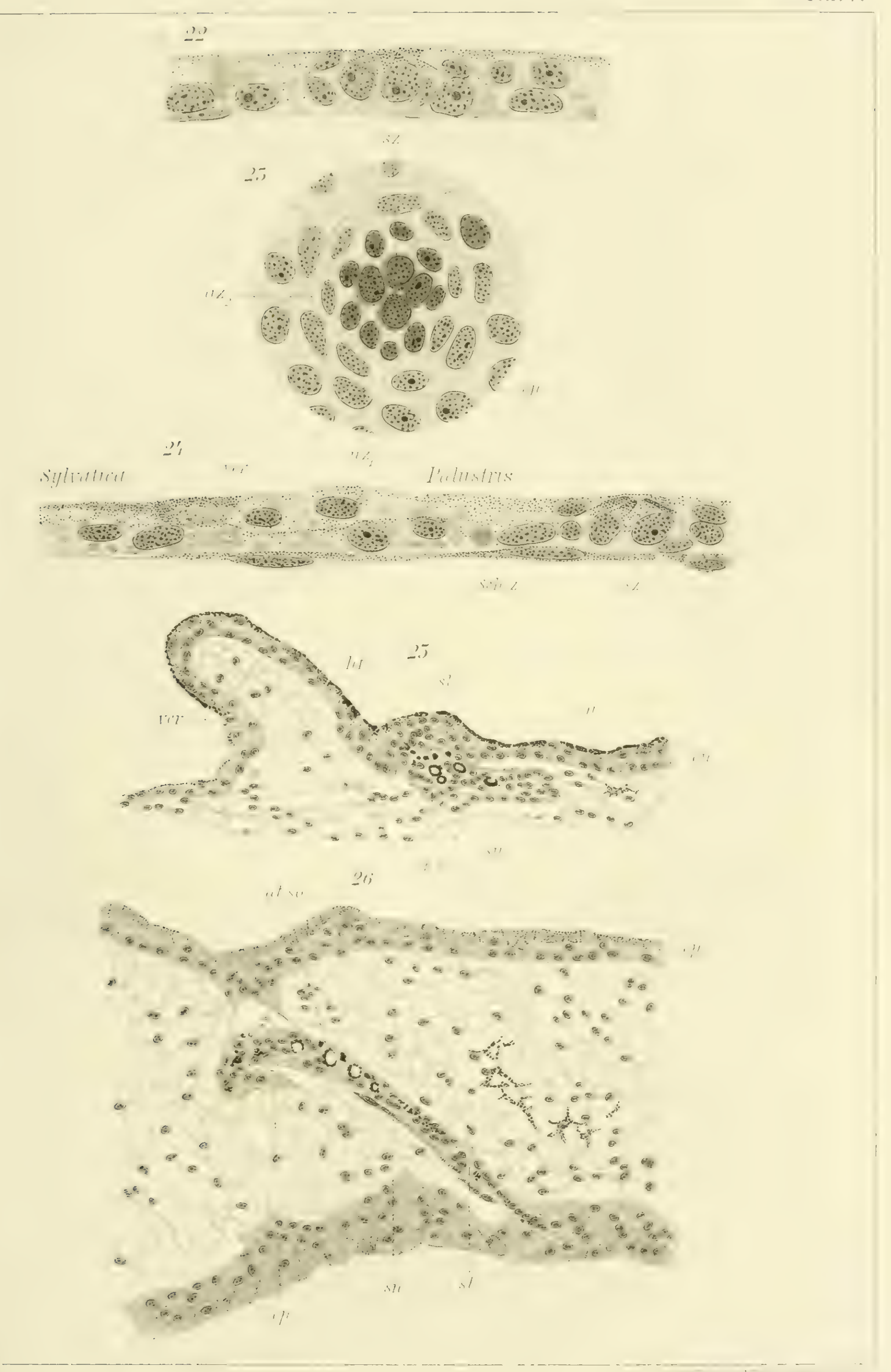



12
10
9
11
13
14
med
ch
vg
sl
gz
ax
Sch z
my
ob
p
fl.z
ds






15
vg
med
my
bm
16
tl z
dk
17
p
dk
bm
18
19
20
21


22
23
24
Sylvatica
Palustris
25
26








1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11











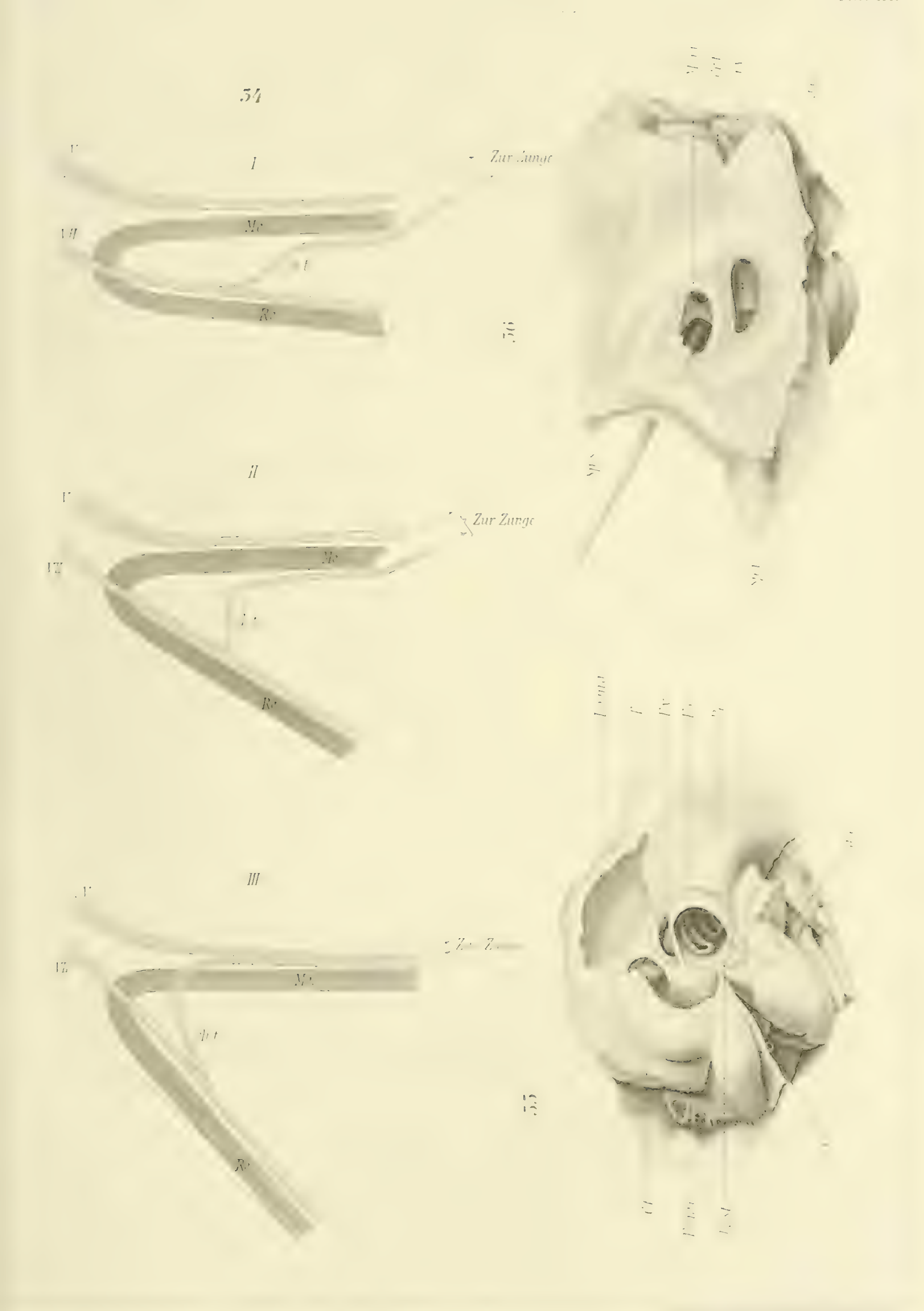




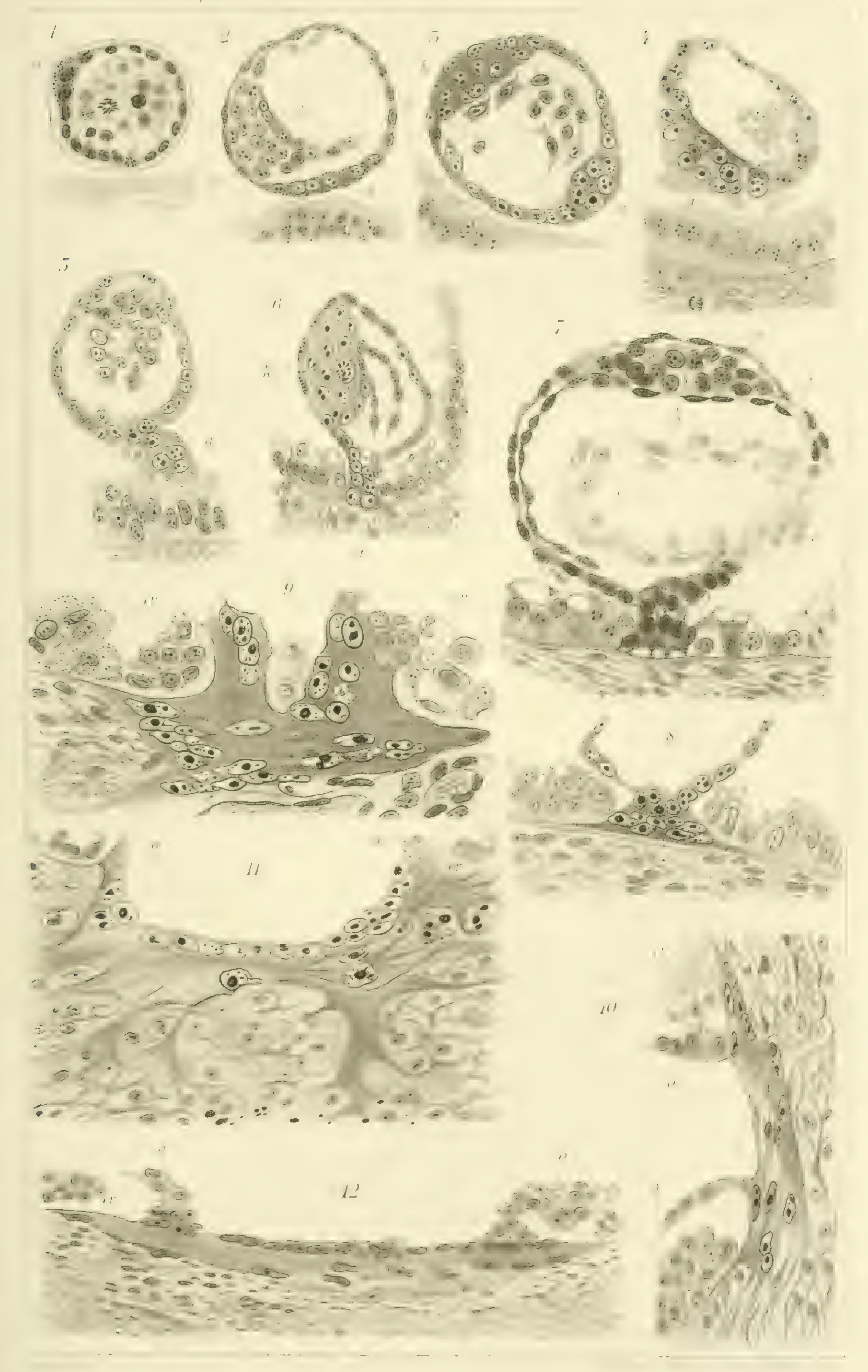




Taf. IX.



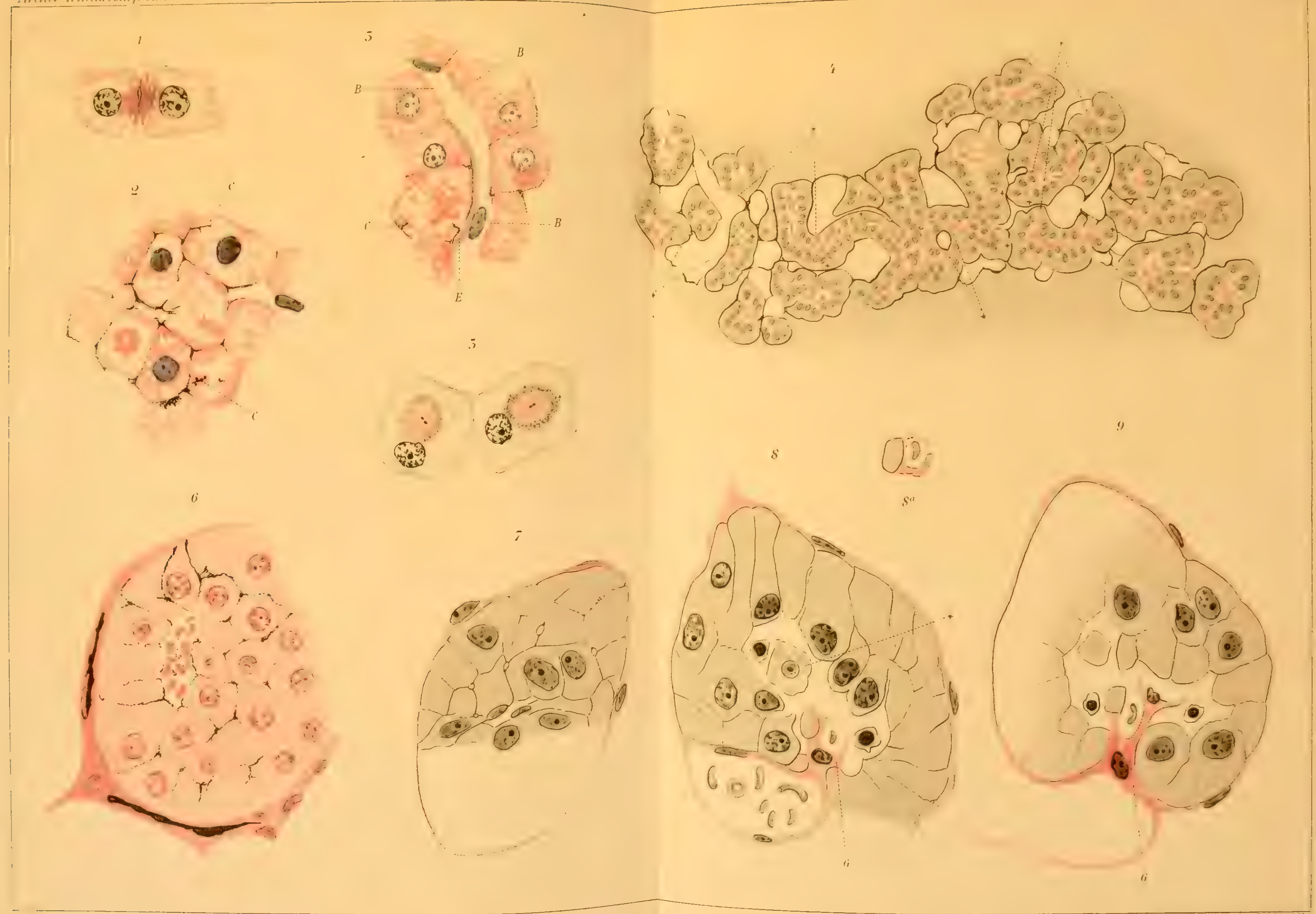



1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12





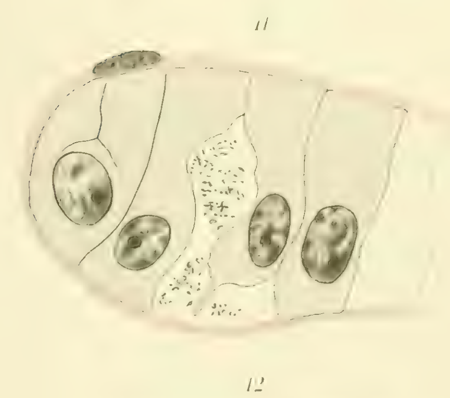




Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.




10
L
G


11

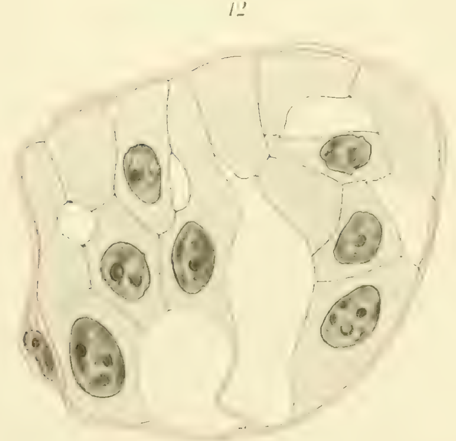

12



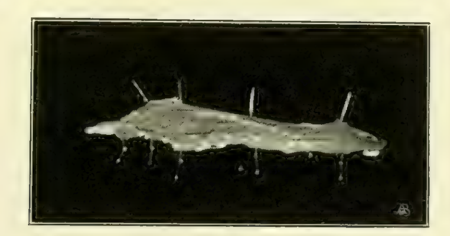
Fig. 1.



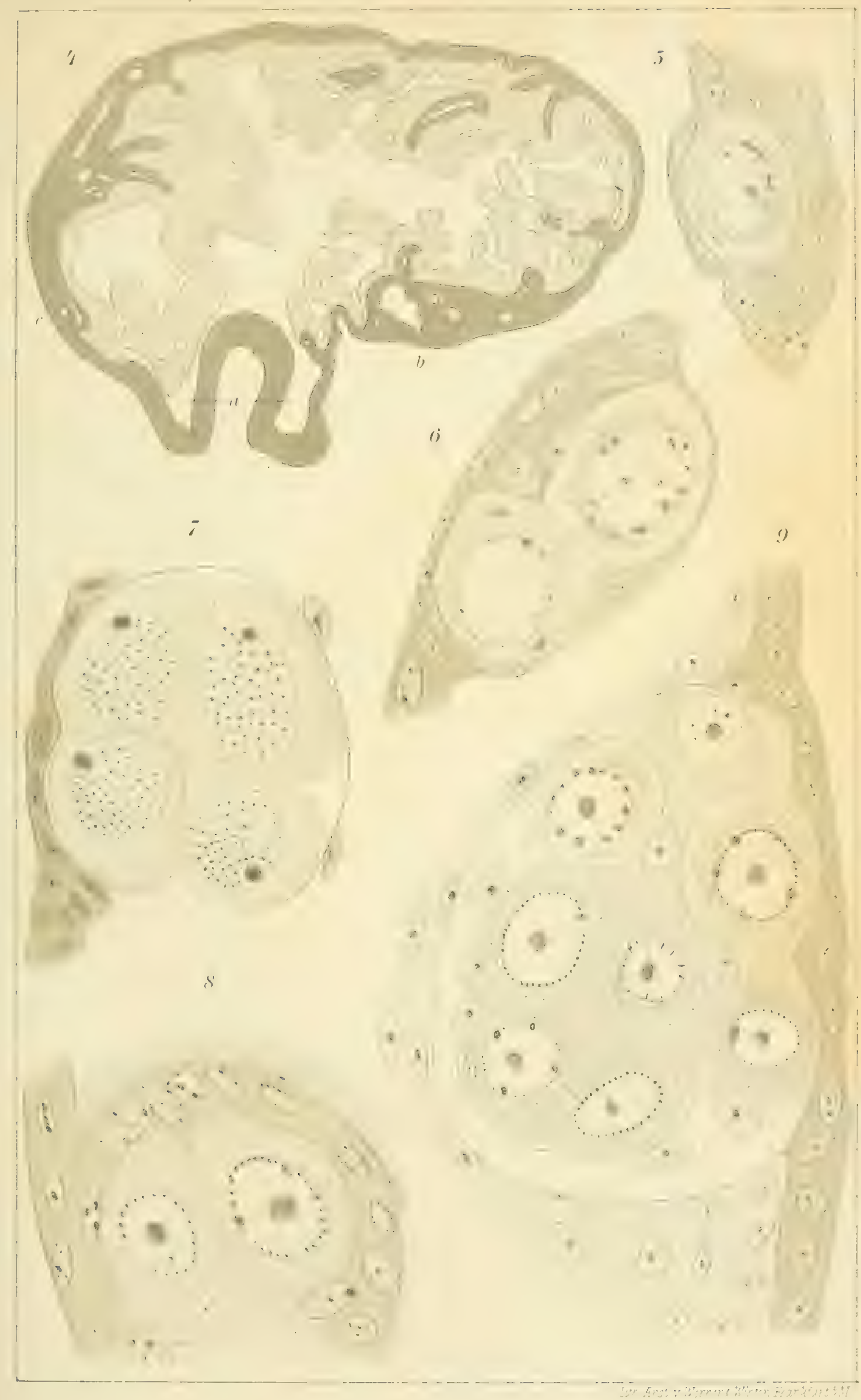
Fig. 2.



Fig. 3.

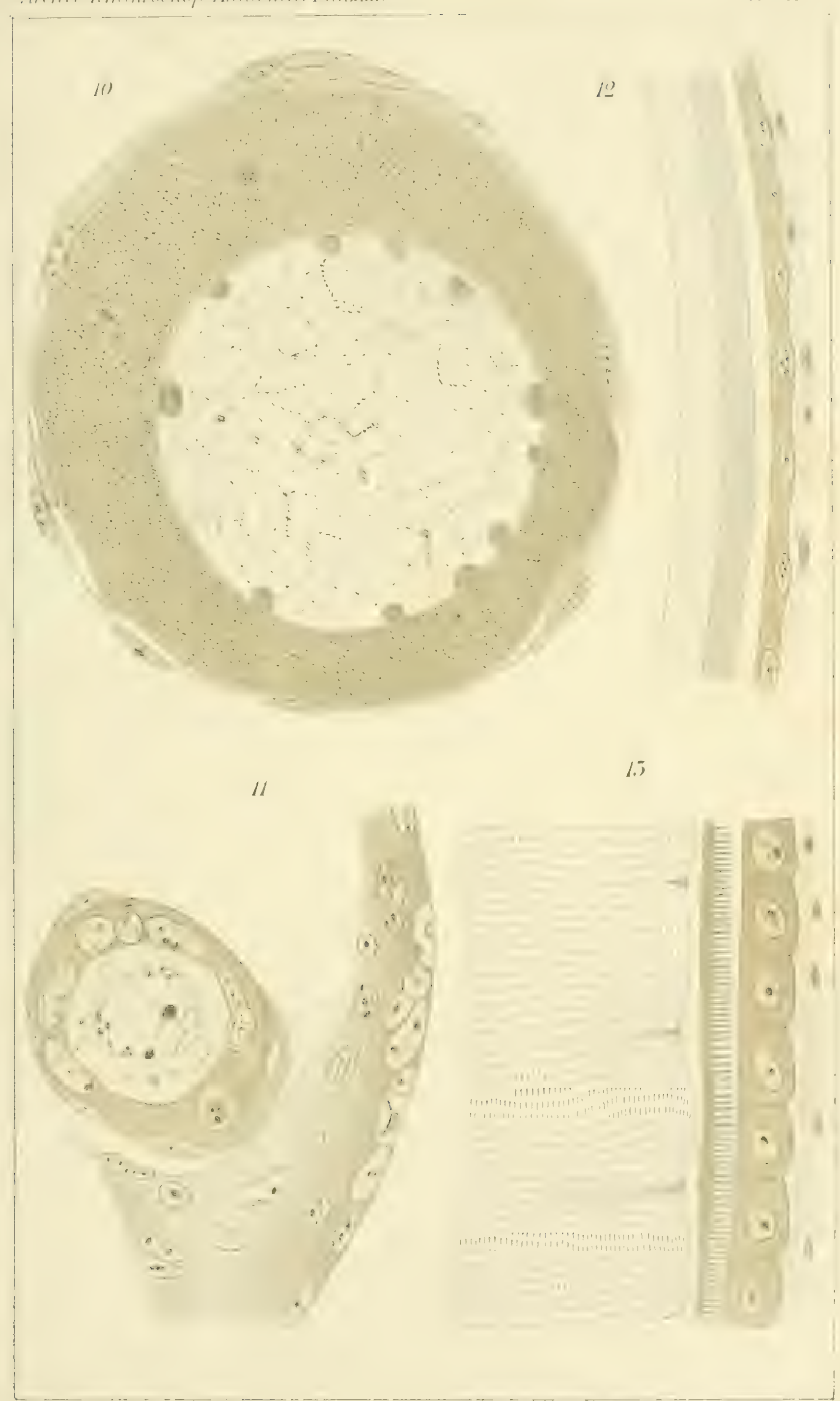






Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.



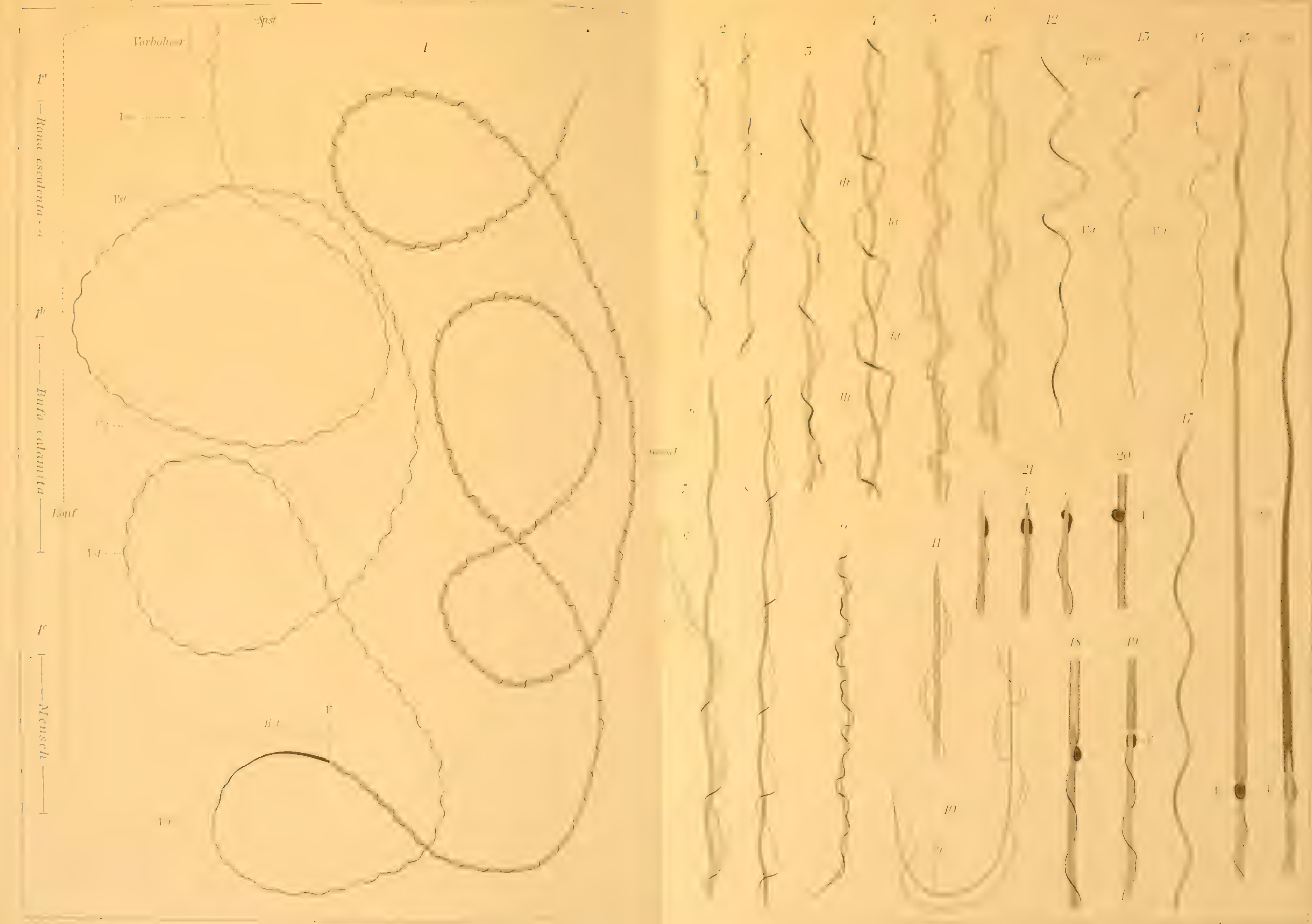


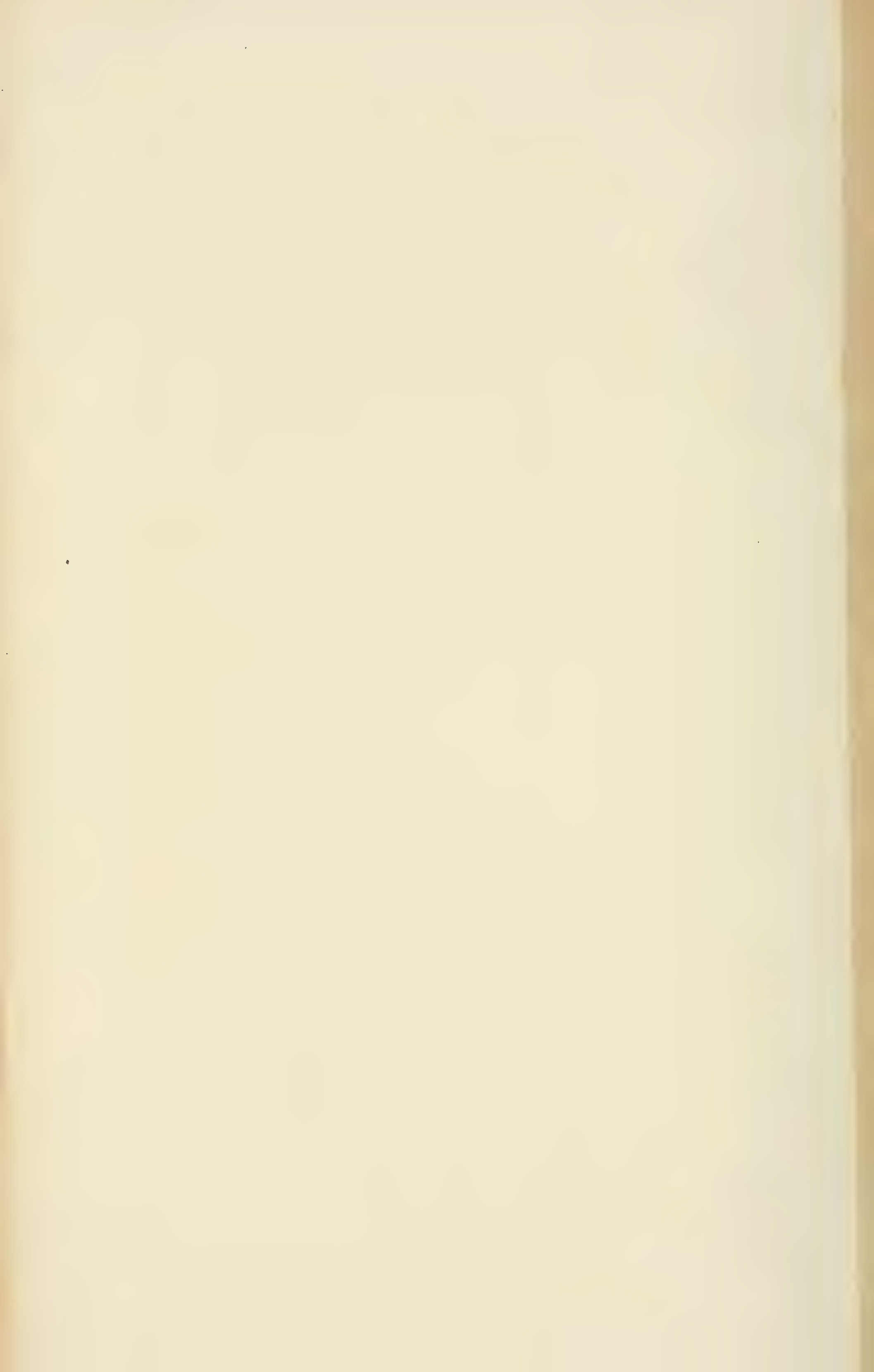
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



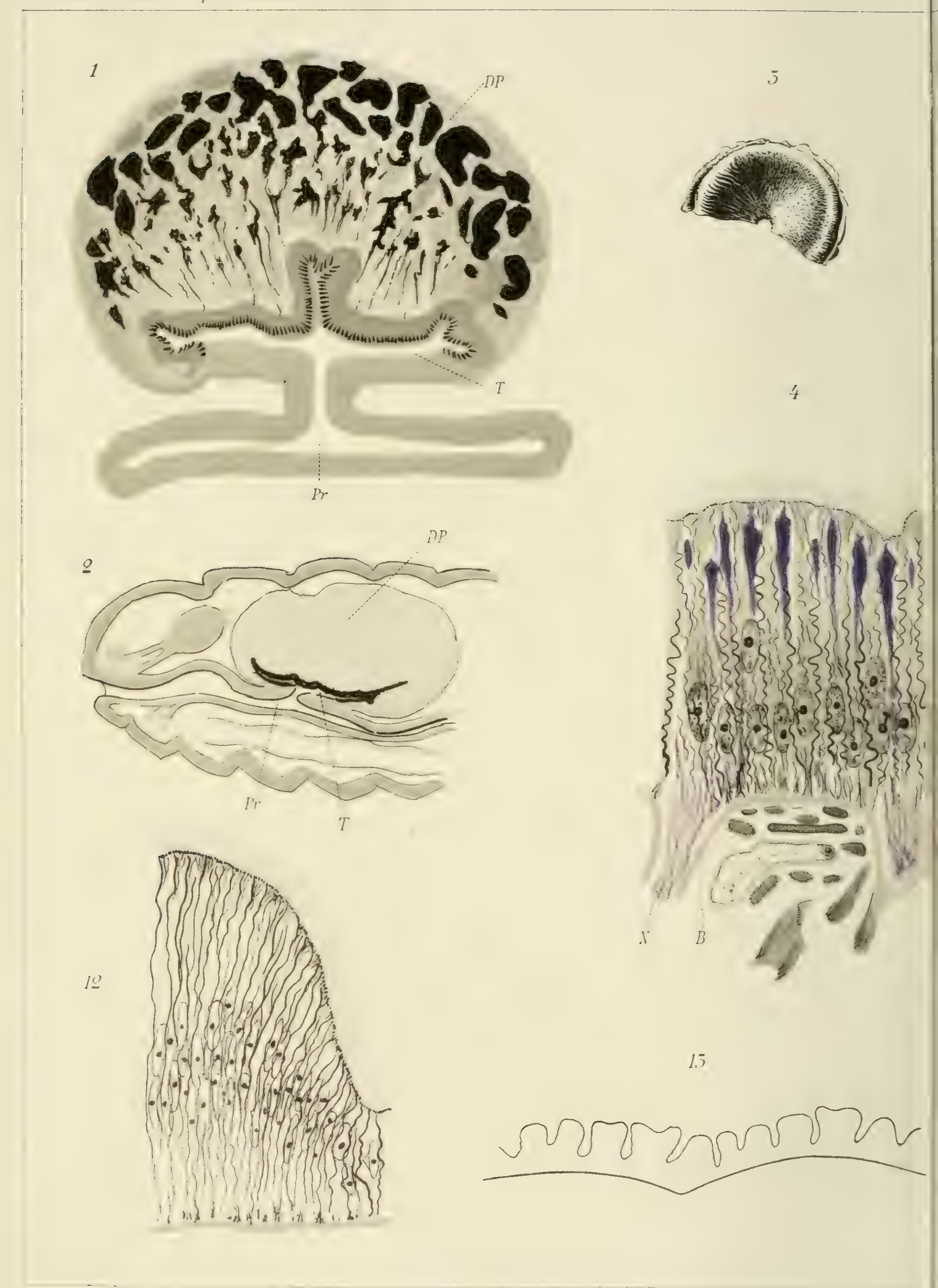


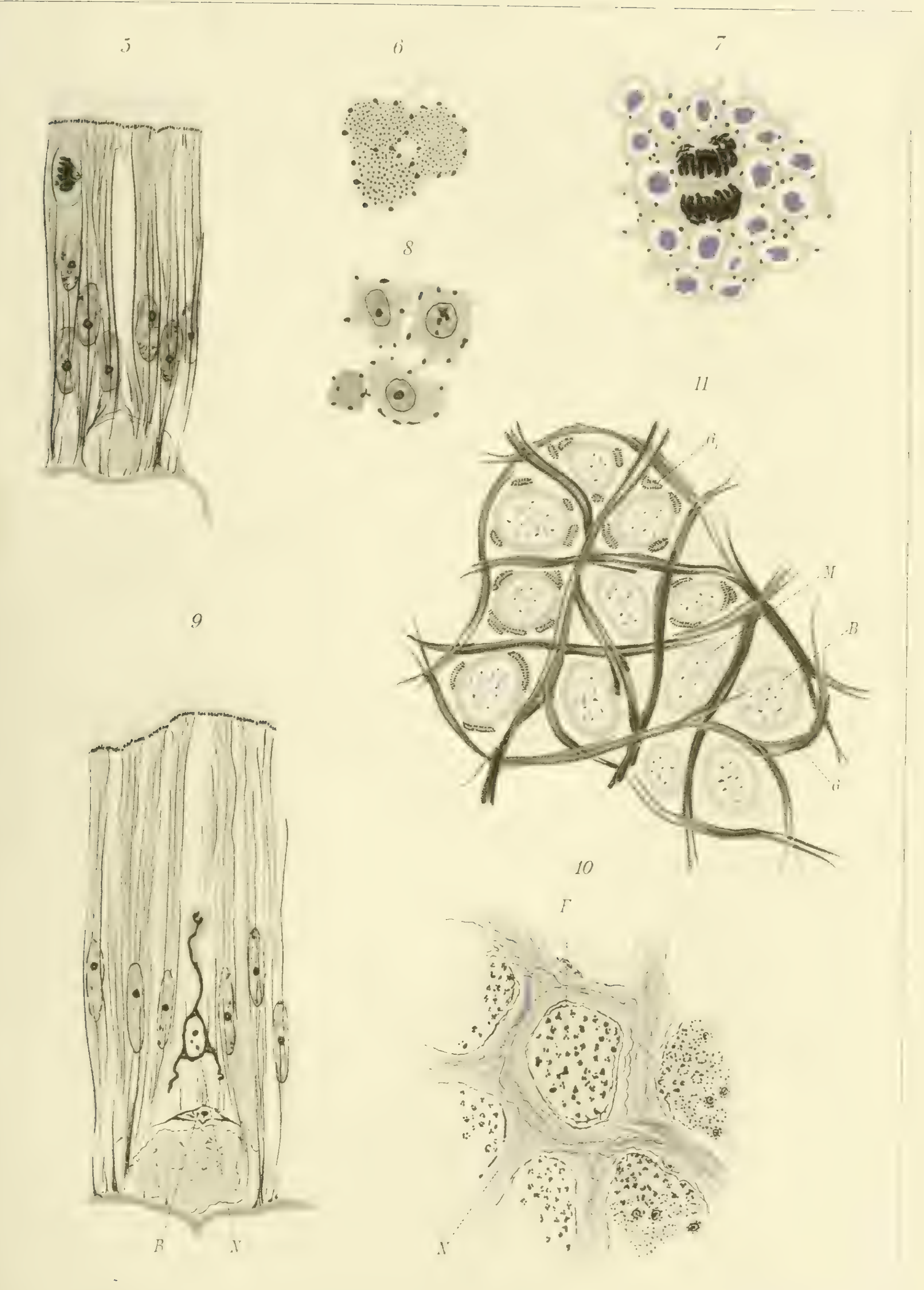



Spst
Vorbohrer
1a
Rana esculenta
1b
Bufo calamita
Kopf
1c
Mensch
Vst
1
2
3
4
5
6
7
10
11
12
13
14
17
18
19
20
21






1
DP
T
Pr
2
DP
Pr
T
3
4
N
B
12
13


5
6
7
8
11
9
10
M
B
G
F
B
N
N





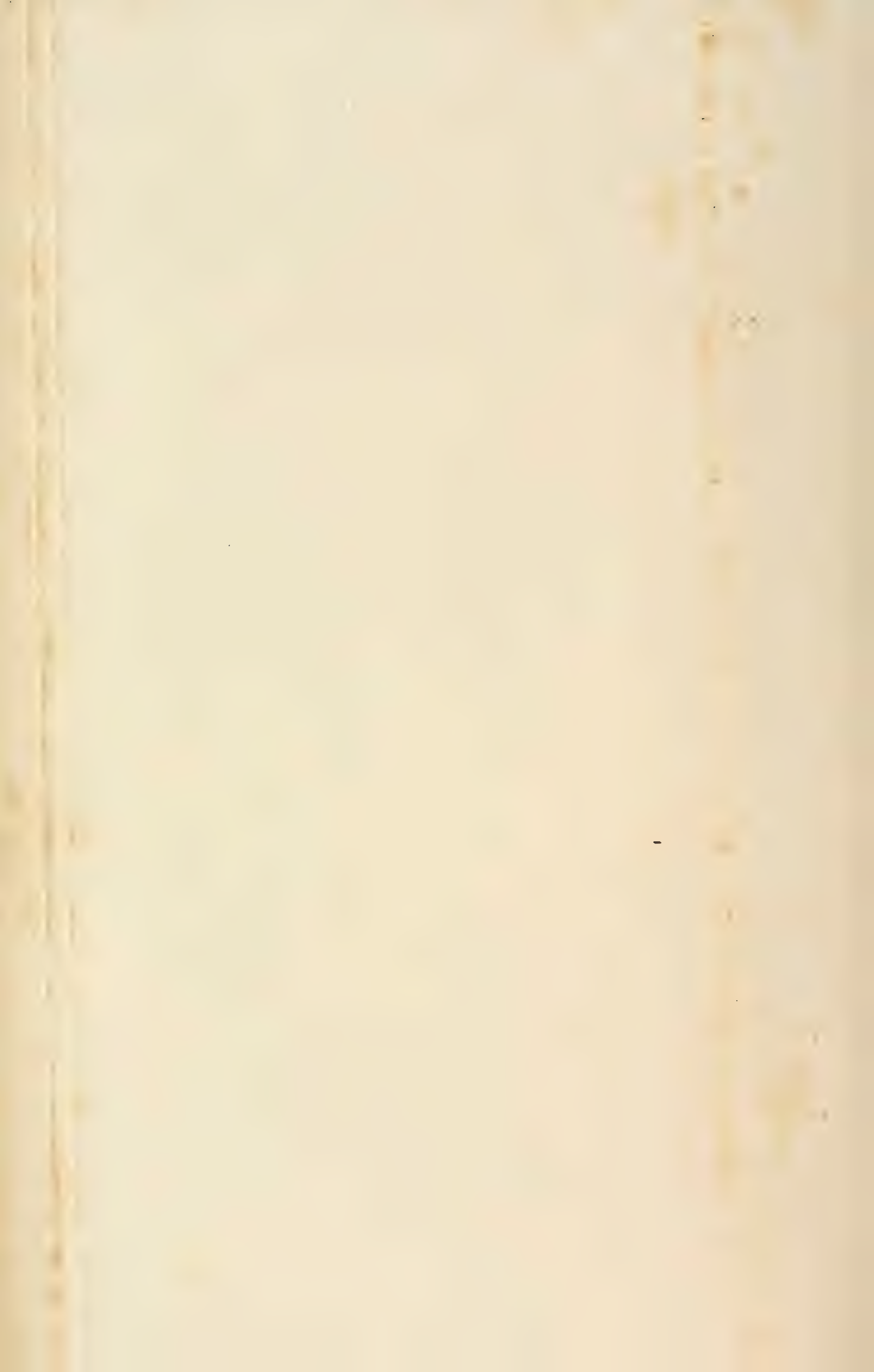


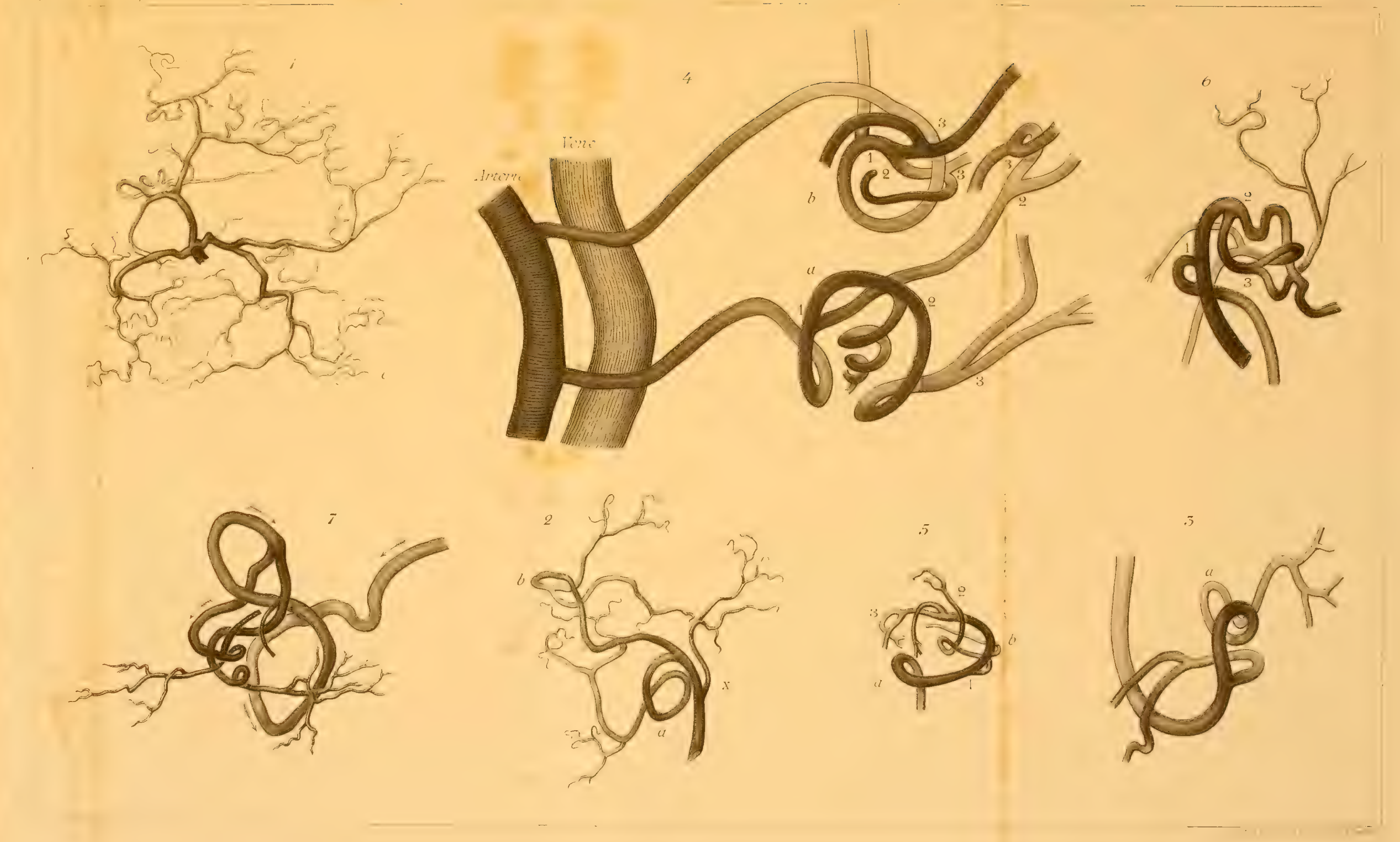

10
16
17
20
22
26
27





Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



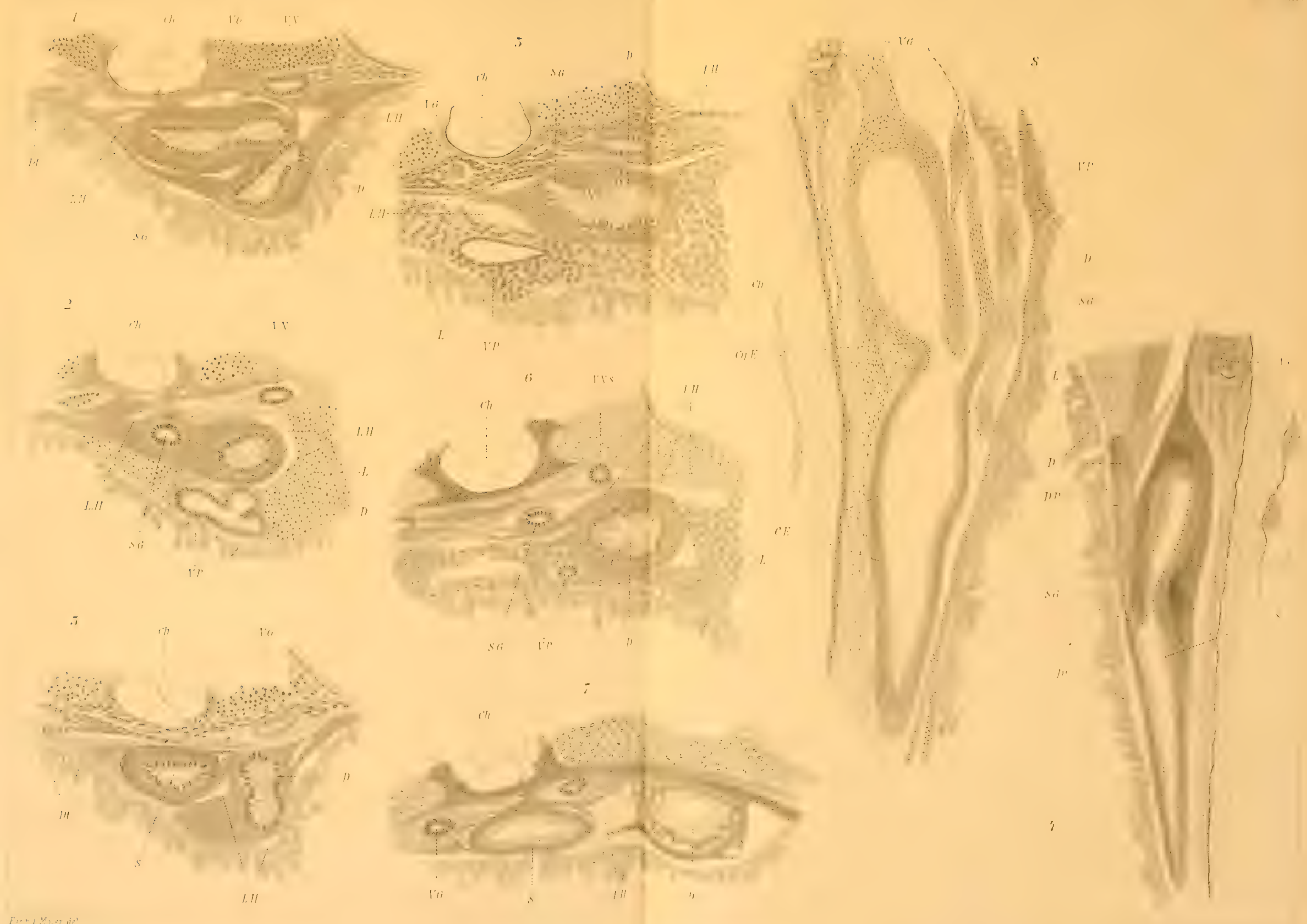


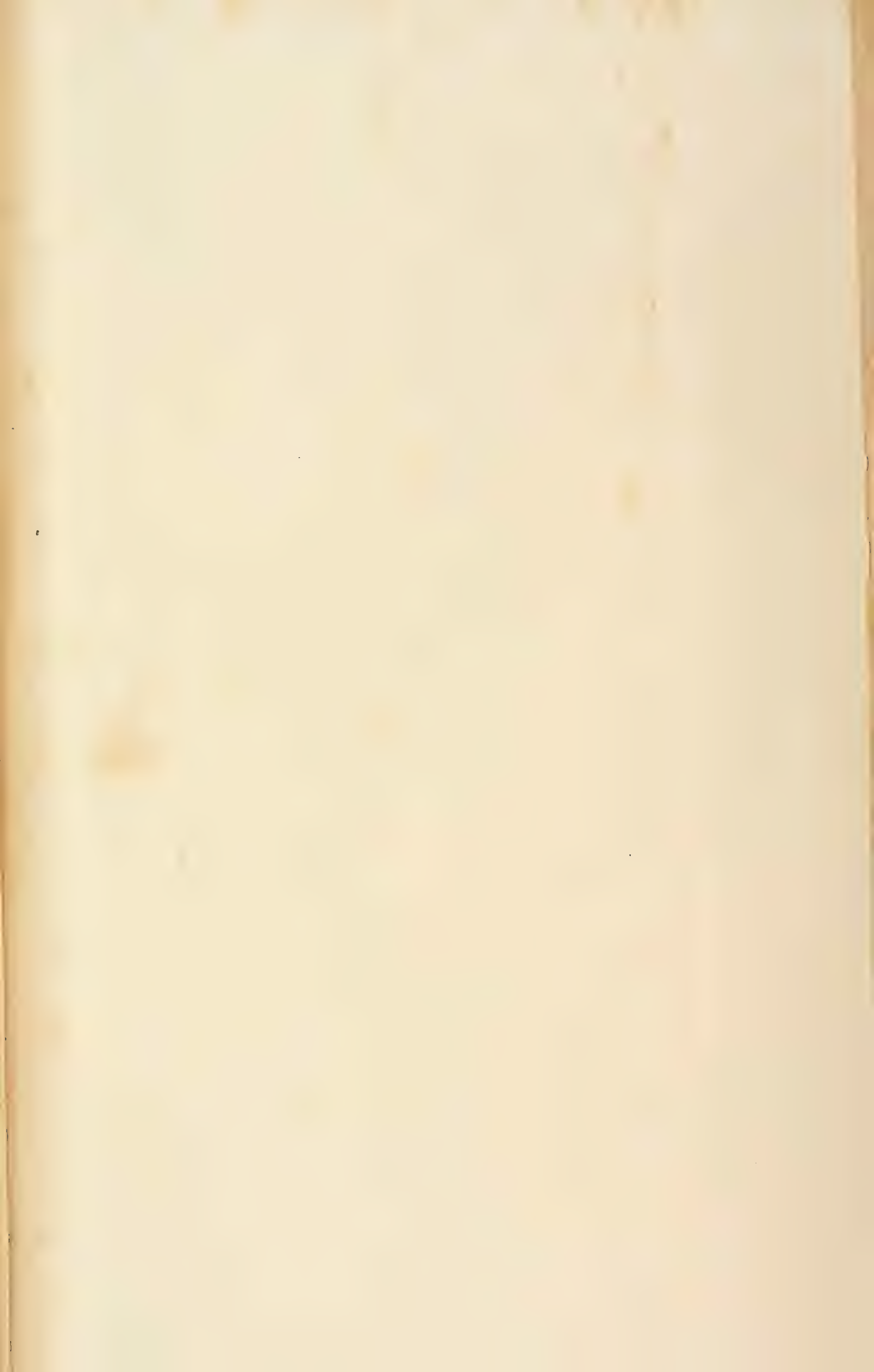
1
4
Vene
Arterie
a
b
1
2
3
6
7
2
5
3
a
b
x



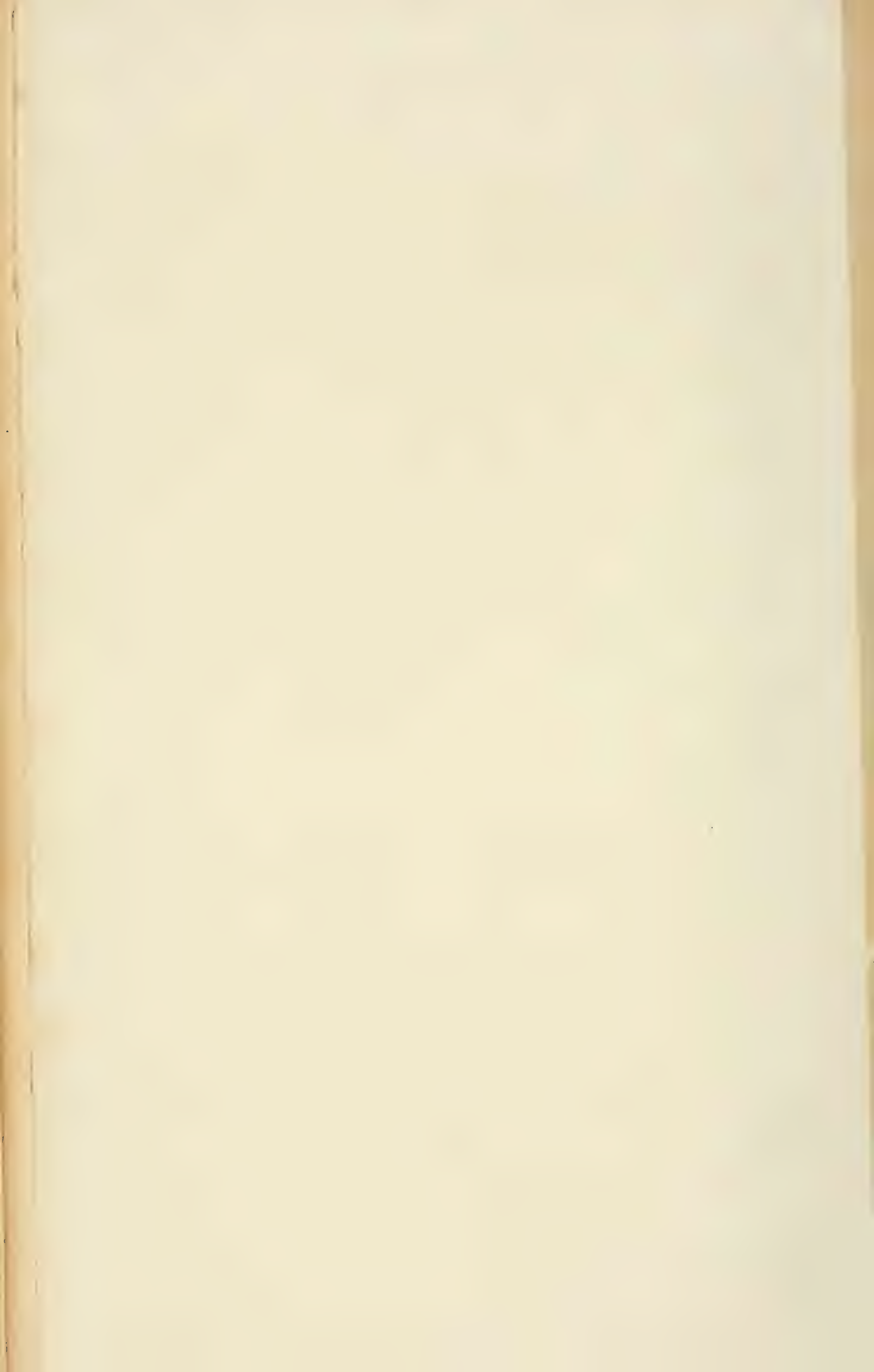














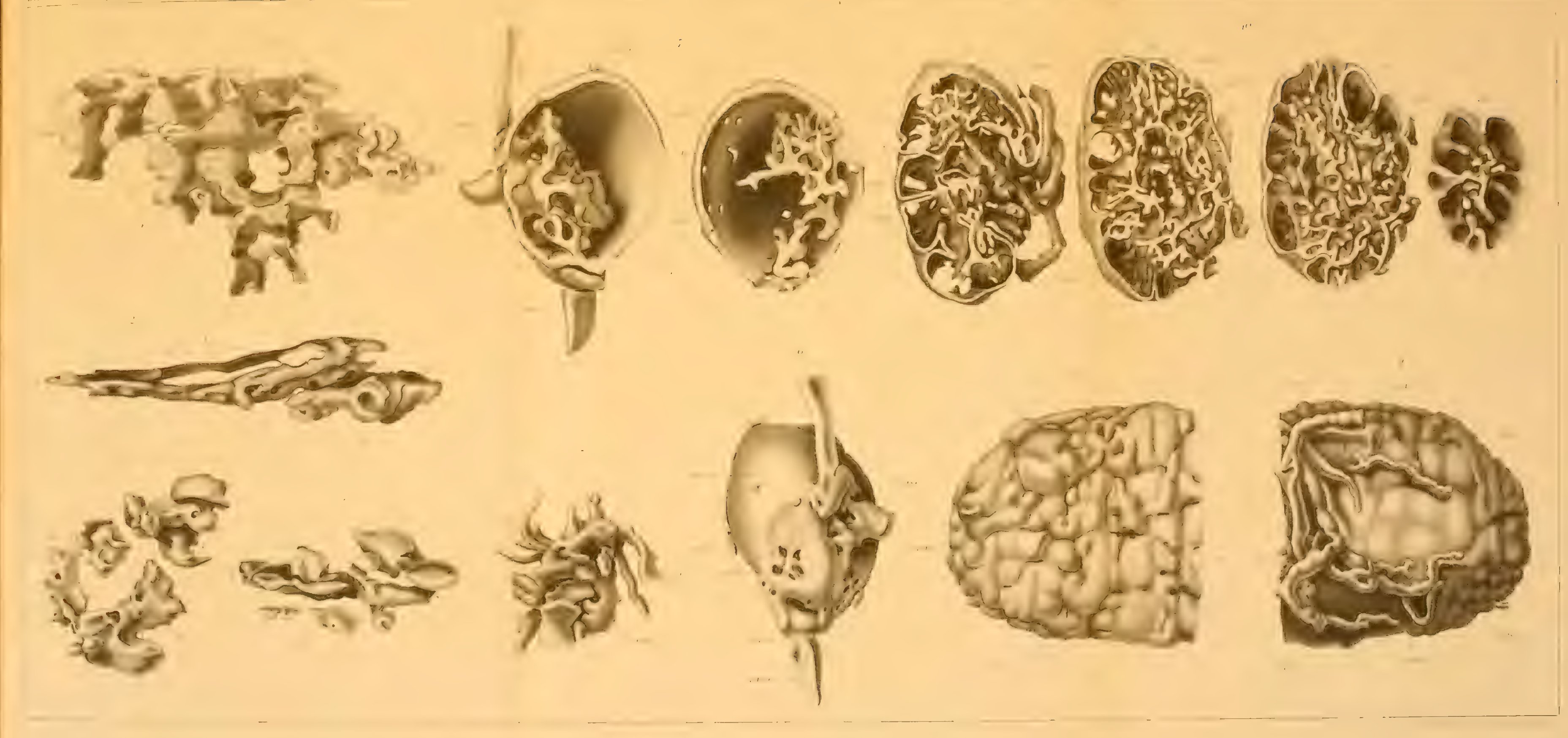






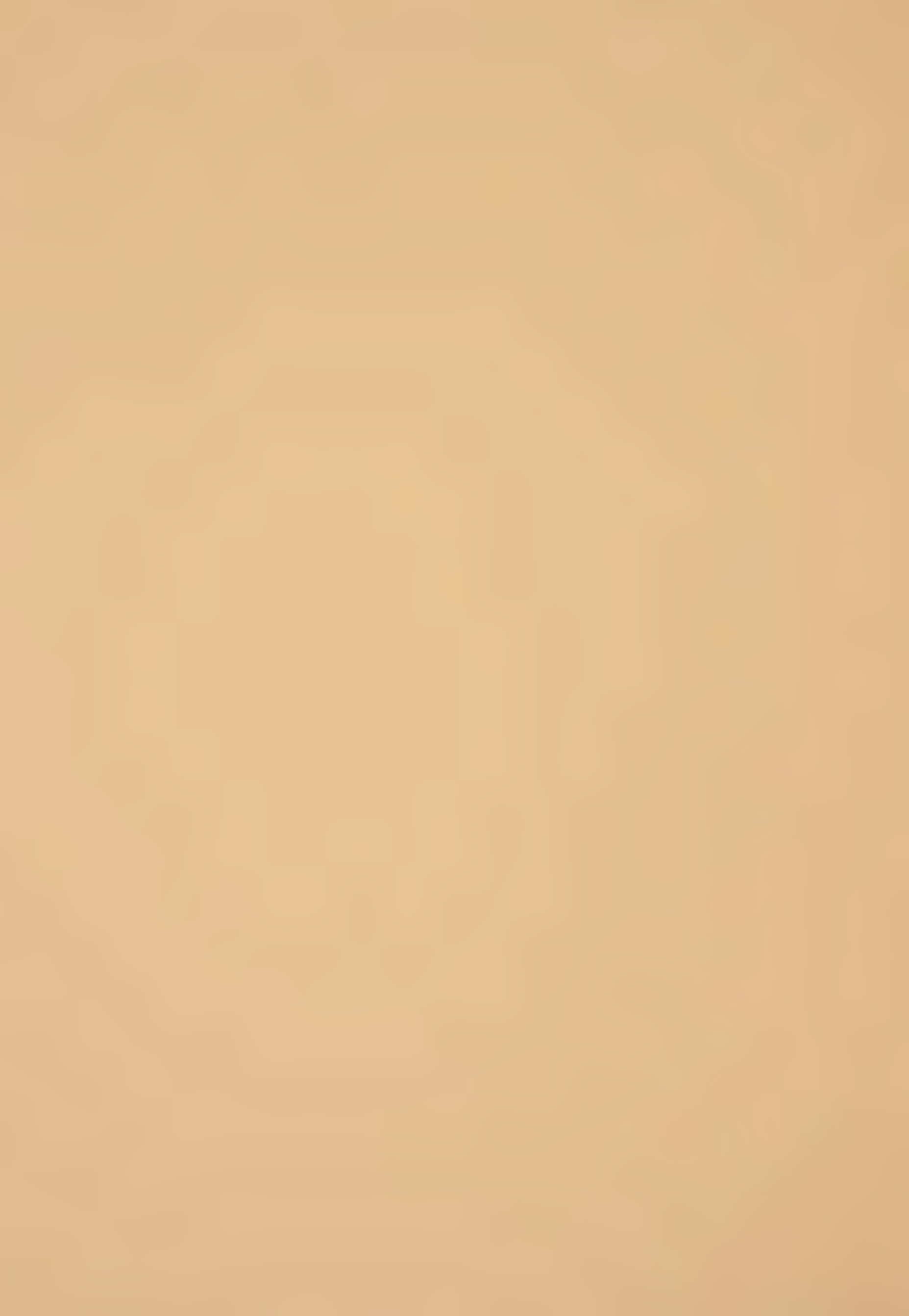



















Sp
Hst
Ef







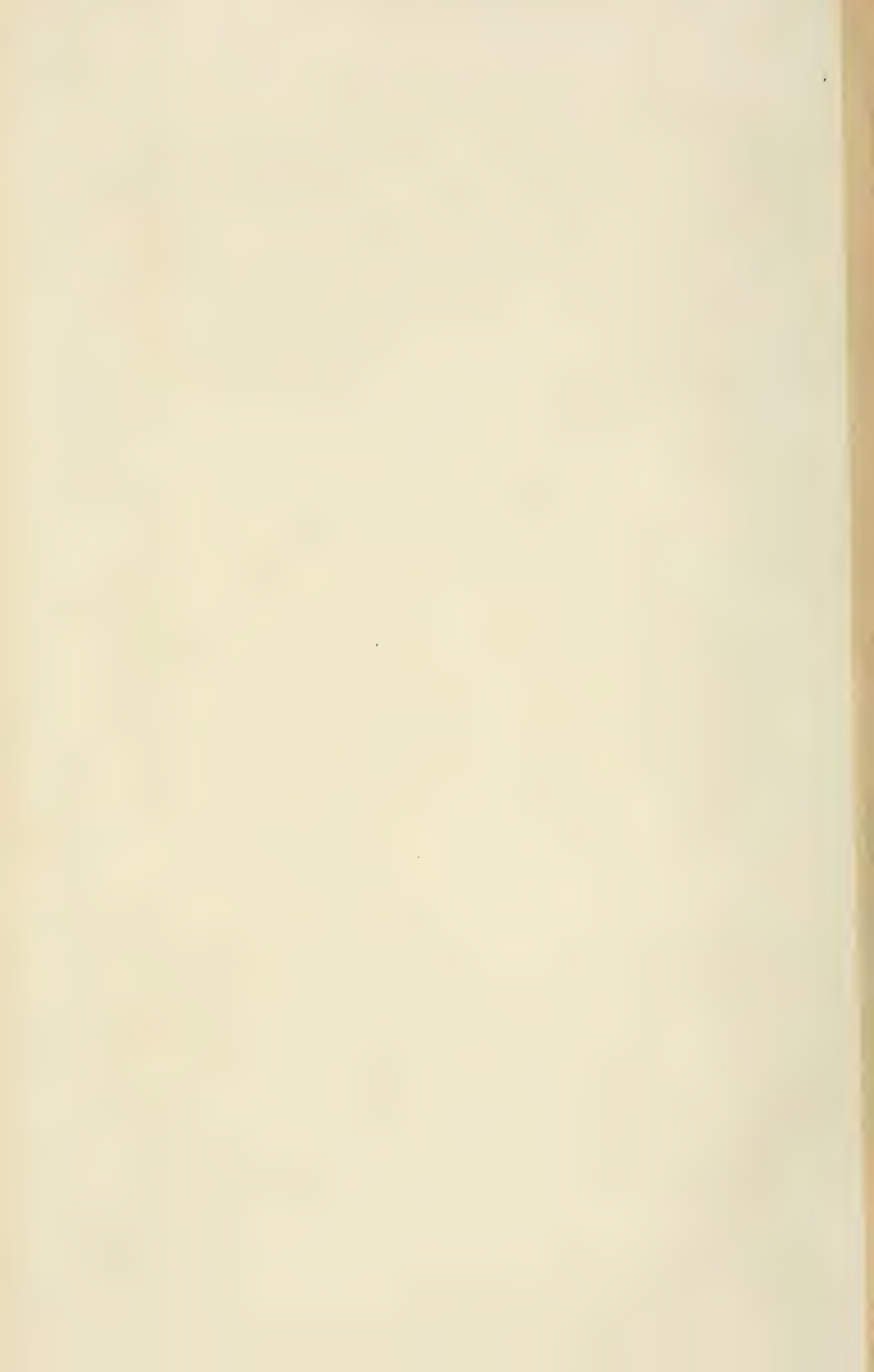

27
28
32
29
58
a
b
c
59






15
16
20







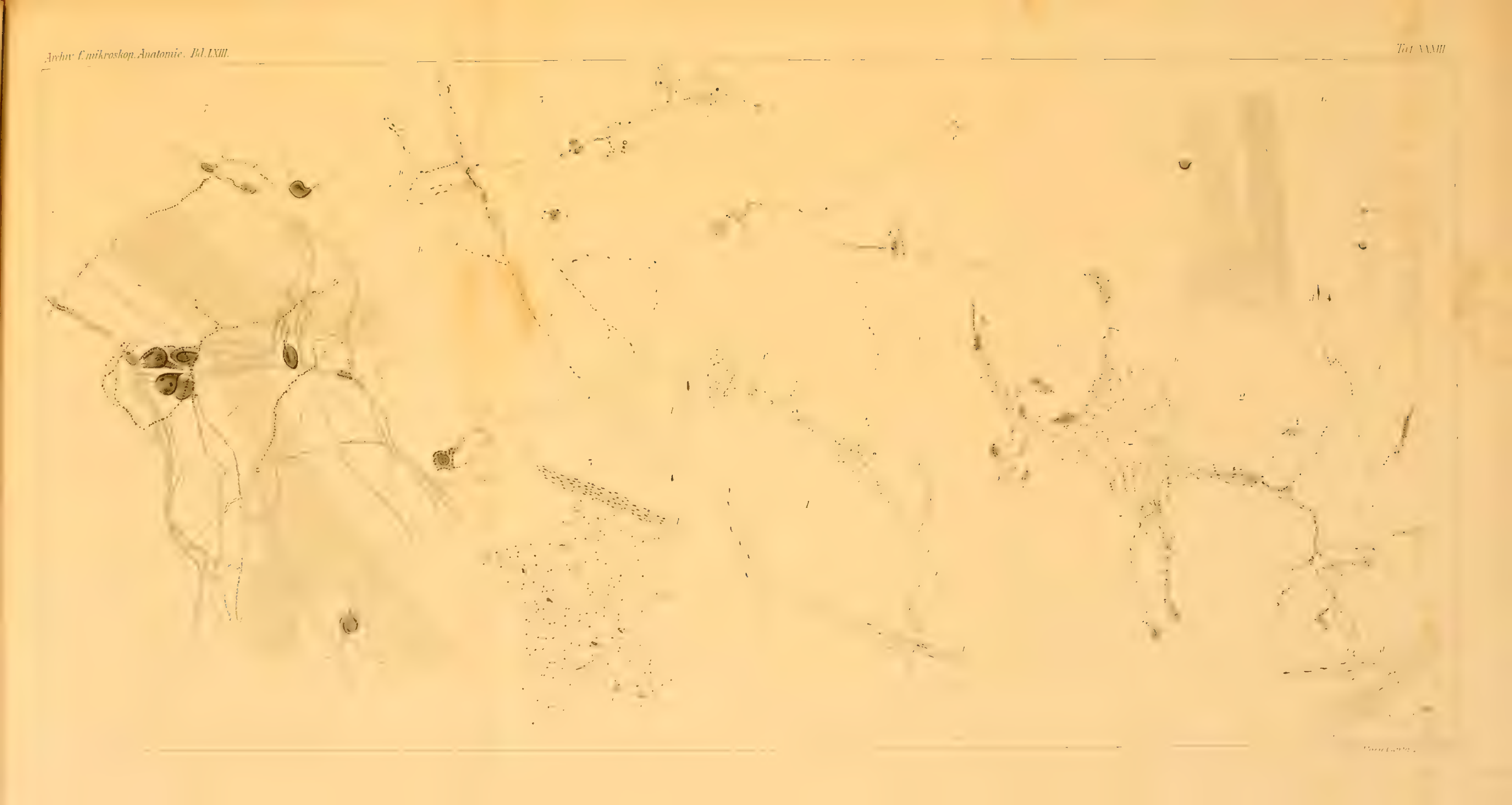


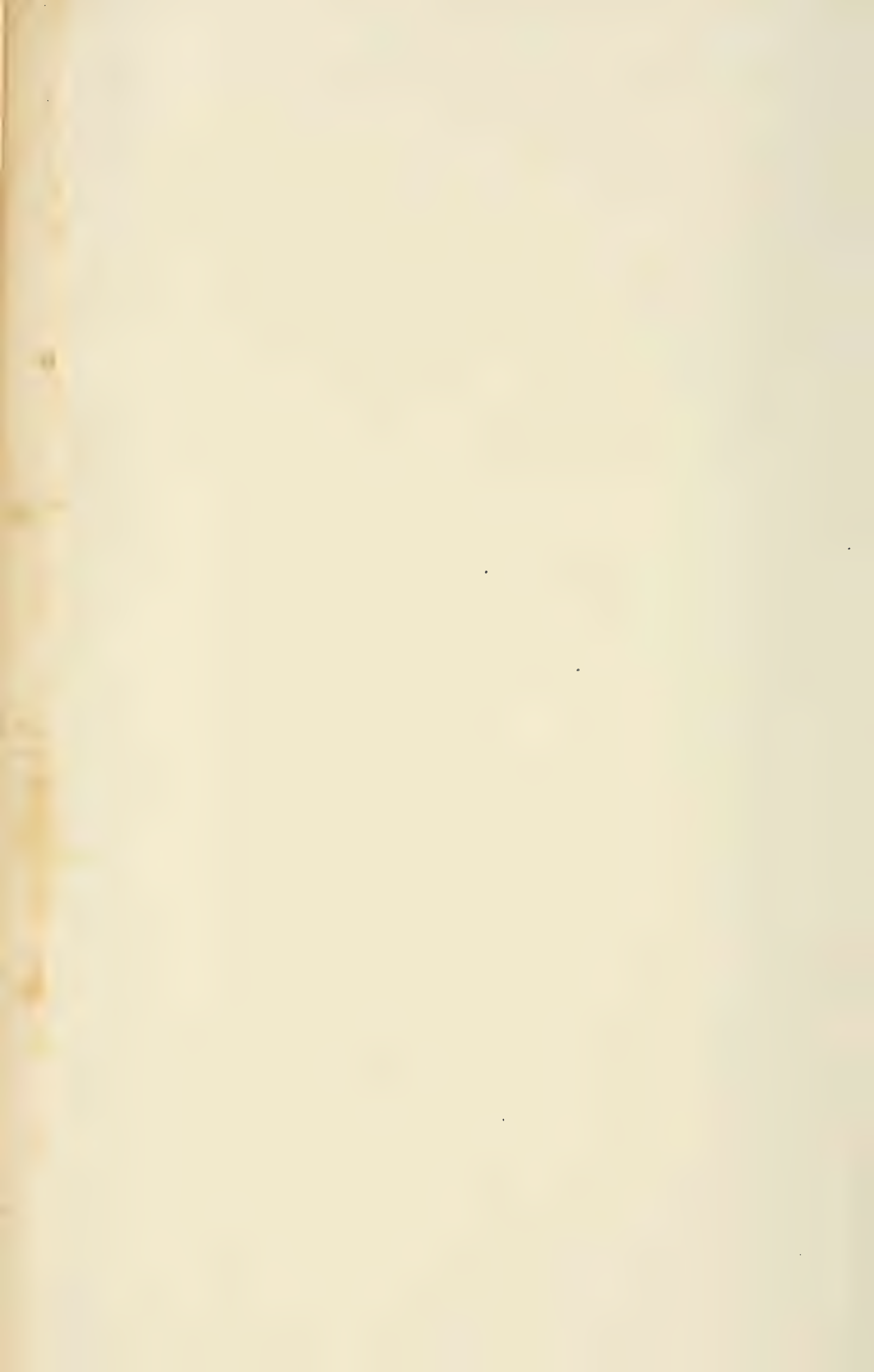













1
3
2
4
6
5
7
8







15 16 17 18 19 20 21

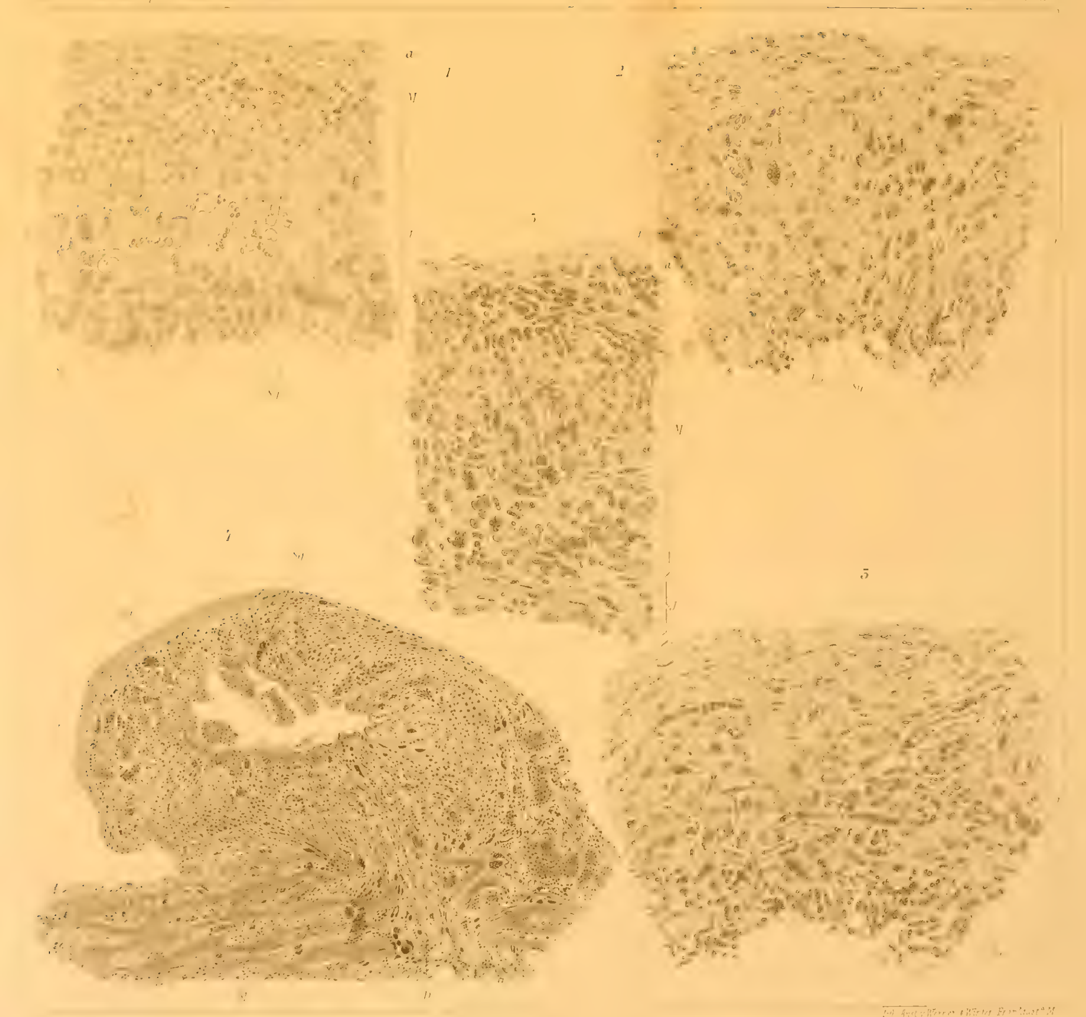
29

PC PM PP

22 23 24

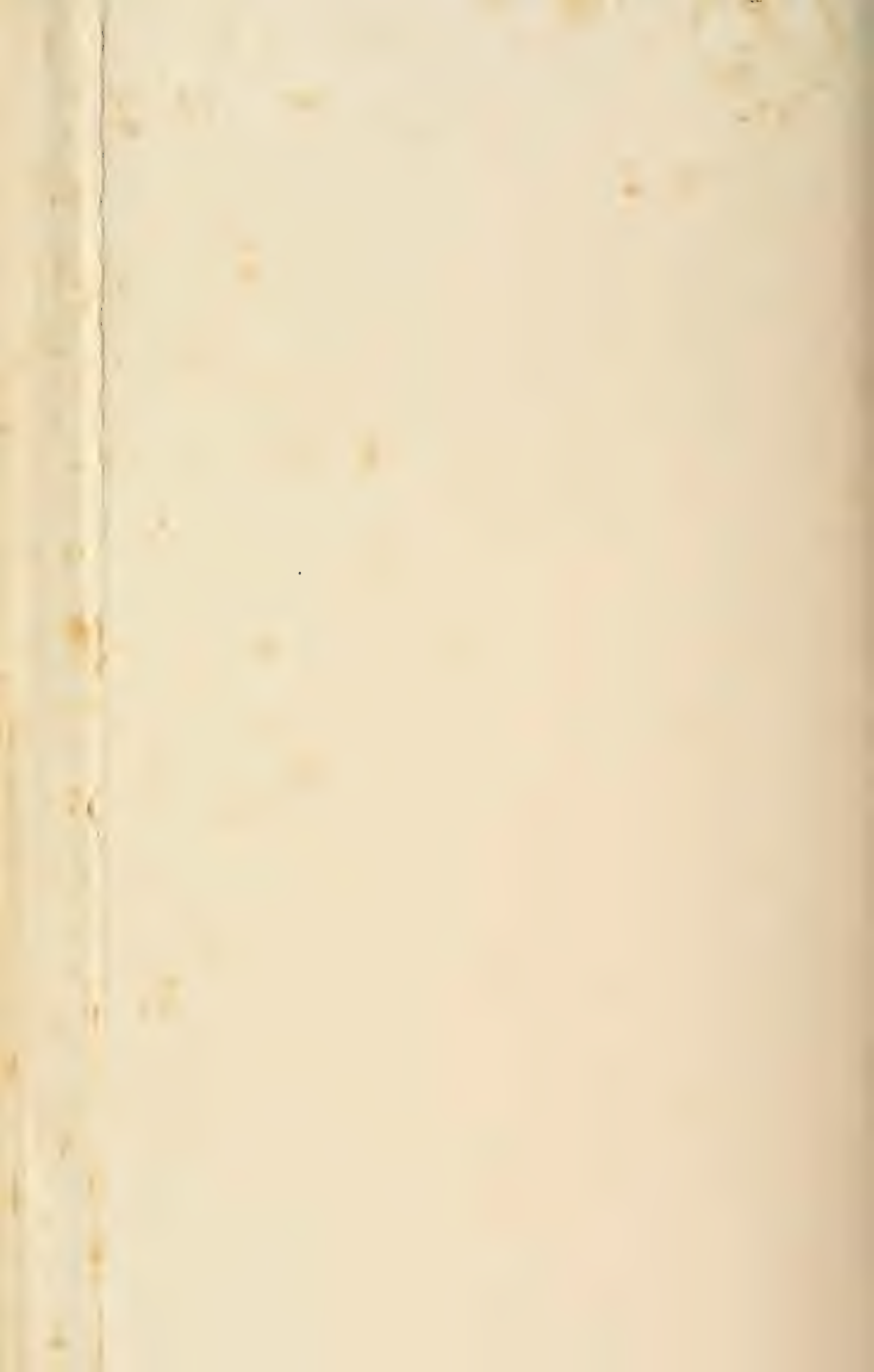
25 26 27 28



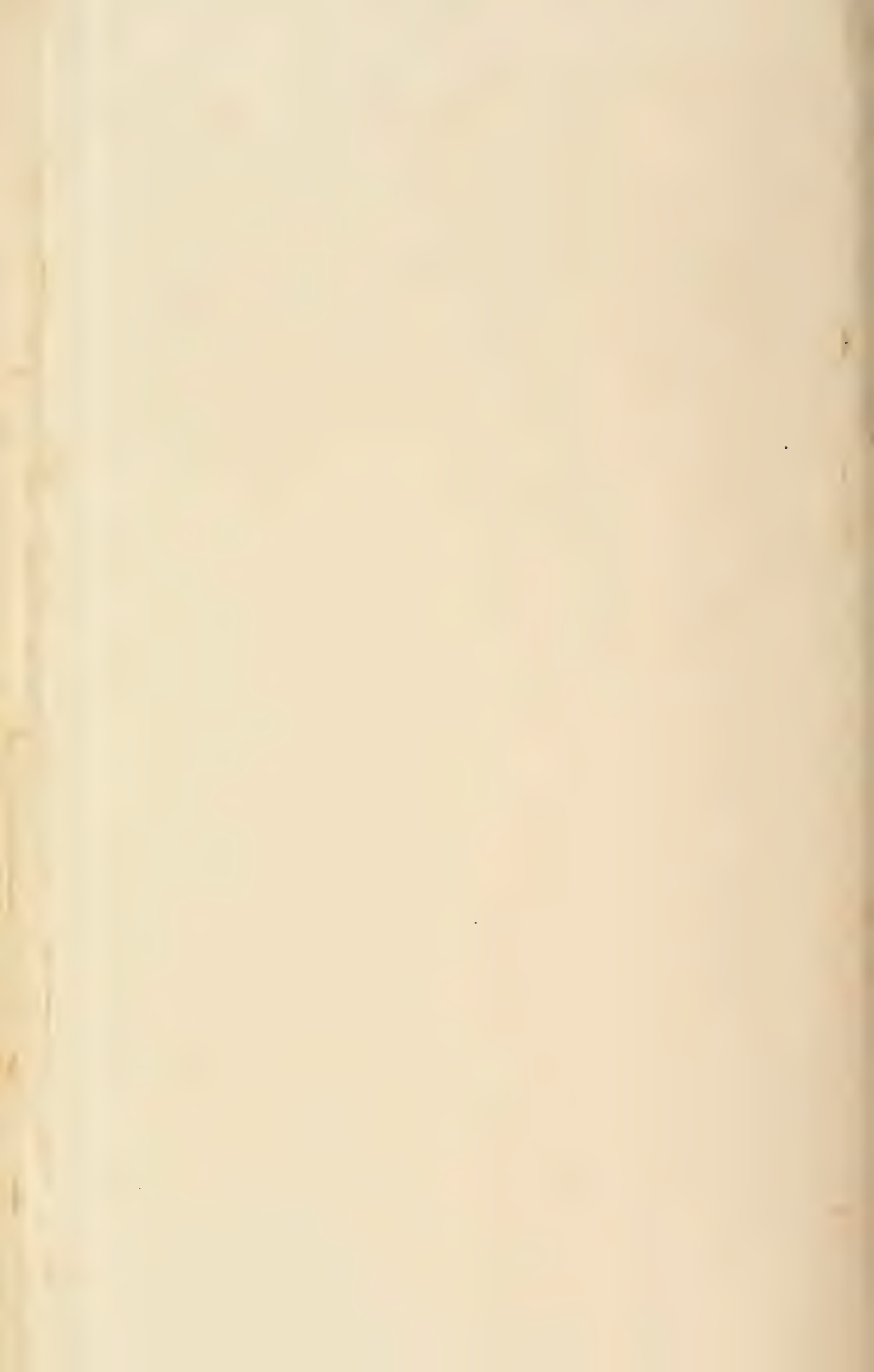













20
21
22




24
25
23

